

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ÉCOLOGIE NUTRITIONNELLE D'UN RAVAGEUR DE LA VIGNE,
PARALOBESIA VITEANA

THÈSE PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT
EN SCIENCES BIOLOGIQUES

PAR FATIHA BENSADIA

JANVIER 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de thèse, le Docteur Charles Vincent (Centre de Recherche et de Développement en Horticulture, Agriculture et Agro-alimentaire Canada à Saint-Jean-sur-Richelieu) car cette recherche n'aurait pu être poursuivie sans son aide précieuse. Il a fait preuve de disponibilité et d'efficacité au cours de ces recherches. Il m'a fourni toutes les ressources nécessaires à l'élaboration du projet. Je tiens aussi à remercier son technicien, Pierre Lemoyne qui m'a beaucoup aidé à réaliser mes expériences, mais aussi tous les stagiaires qui ont passé de longues heures sur l'élevage de tordeuse, Émilie Ducassé, Luana Graham-Sauvé, Cécile Gérardin, Alexandre Marette, Véronique Nadeau, Amielle Dorion, Laurianne Fleury et Michelle Després.

Je remercie tout particulièrement mon co-directeur, le Docteur Yves Mauffette (Vice-Recteur et Professeur au département des sciences biologiques à l'UQAM) qui, malgré ses multiples fonctions, a toujours pris le temps de m'écouter et de me conseiller judicieusement autant d'un point de vue scientifique que personnel.

Je remercie Jacques Lasnier, président de Co-Lab R&D, Division de Ag-Cord. Inc. (Granby, Qc), pour avoir participé et soutenu ce projet de recherche. Je remercie le professeur Normand Chevrier (UQAM), pour nous avoir conseillé dans l'analyse des tanins. Je tiens à remercier Jonathan St-Amand Lusignan et Jennifer-Aniki Arnold pour m'avoir aidé à analyser les tanins des raisins lorsque j'étais enceinte. Je remercie le Docteur Greg Loeb (Département d'entomologie de l'Université Cornell, Geneva, NY) pour m'avoir donné des individus afin de débiter l'élevage de tordeuses. Je remercie aussi le Docteur Odile Carisse pour m'avoir fourni une souche de champignon *Botrytis cinerea* nécessaire à mes recherches. Je remercie Stéphane

Daigle, statisticien du CEF (Centre d'Étude de la Forêt de l'UQAM) pour m'avoir aidée à analyser mes données.

Je me dois aussi de souligner la collaboration et l'ouverture d'esprit de Charles-Henri De Cousergues, viticulteur et actionnaire du Vignoble de l'Orpailleur (Dunham, Qc), qui nous a ouvert les portes de son vignoble et qui a toujours encouragé ces recherches scientifiques. Cette recherche a été financée par un programme d'entente entre le Centre de Recherche et de Développement en Horticulture d'Agriculture et Agro-alimentaire Canada et le vignoble de l'Orpailleur.

Je ne saurai terminer sans exprimer ma grande gratitude à mon amie Leïla pour avoir passé tant d'heures à mes côtés à réviser mon texte. Je remercie aussi ma famille et tiens à souligner l'aide précieuse de mon mari Martin dans la poursuite de mes recherches. Leur confiance et leur soutien m'ont permis d'aller au bout et finir mes études doctorales.

DÉDICACE

À mon père, Ali.

AVANT PROPOS

L'ensemble du travail a été réalisé en collaboration avec mes directeurs de thèse Charles Vincent et Yves Mauffette. J'ai été en charge de la planification de la recherche, du travail d'échantillonnage sur le terrain, de l'analyse statistique et de la rédaction des articles. À chacune de ces étapes, mes directeurs et moi-même avons discuté des différentes options de méthode et de l'approche scientifique du sujet, nous avons finalement travaillé ensemble à l'amélioration des manuscrits.

Cette thèse est écrite sous la forme d'articles scientifiques dont chaque chapitre représente un article. Ces articles seront soumis à des revues scientifiques spécialisées dans le domaine de l'étude. Ces recherches ont fait l'objet de plusieurs présentations à différents congrès scientifiques sous forme d'affiches et de présentations orales. Certaines présentations avaient pour but de sensibiliser les scientifiques à l'écologie nutritionnelle de la tordeuse de la vigne, alors que d'autres avaient un but plus appliqué car elles ont été présentées à un public de professionnels en agriculture.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
DÉDICACE.....	iii
AVANT PROPOS.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	x
LISTE DES FIGURES.....	xii
RÉSUMÉ.....	xv
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. Problématique	2
2. Biologie des organismes impliqués.....	3
2.1. La vigne.....	3
2.2. Caractéristiques des cépages à l'étude	3
2.3. Structure et composition du fruit de la vigne	4
2.4. La tordeuse de la vigne	12
3. Influence de la qualité nutritionnelle de la plante hôte sur les insectes phytophages.....	16
3.1. Qualité nutritive du raisin et effet sur la tordeuse	18
4. Relation entre <i>P. viteana</i> et <i>B. cinerea</i>	20
5. Objectifs	23

CHAPITRE II

EFFET DE LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE DE LA PLANTE HÔTE SUR LA PERFORMANCE BIOLOGIQUE DE *PARALOBESIA VITEANA*..... 27

1. Introduction.....	29
2. Matériel et méthode.....	32
2.1. Sites d'étude	32
2.2. Élevage.....	32
2.3. Régime alimentaire des larves de <i>P. viteana</i>	33
2.4. Évaluation de la qualité des cépages à l'étude : mesure des composés phénoliques totaux par la méthode de Folin Ciocalteau et mesure de l'indice Brix...	34
2.5. Expériences sur le terrain	35
2.6. Mesure de la performance biologique de l'expérience de terrain	36
2.7. Expérience de laboratoire.....	36
3. Analyses statistiques	37
3.1. Expérience de terrain.....	37
3.2. Expérience de laboratoire.....	37
4. Résultats	39
4.1. Analyse des phénols totaux et mesure de l'indice du brix des 4 cépages	39
4.2. Analyse de la survie	41
4.2.1. Survie larvaire expérience de terrain.....	41
4.2.2. Survie larvaire au laboratoire	41

4.3. Analyse du sexe-ratio	46
4.4. Analyse du temps de développement.....	49
4.4.1. Temps de développement des pupes de l'expérience de terrain	49
4.4.2. Temps de développement des larves de l'expérience de laboratoire	51
4.5. Analyse du poids	57
4.5.1. Poids des pupes issues de l'expérience de terrain.....	57
4.5.2. Poids des pupes issues de l'expérience de laboratoire	57
5. Discussion	63
5.1. Effet des cépages.....	63
5.2. Effet du glucose seul	65
5.3. Effet de l'acide tannique seul	66
5.4. Effet combiné de l'ajout de glucose et d'acide tannique	67
5.5. Effets, sur le sexe-ratio, de l'intégration de suppléments dans les régimes alimentaires	68
5.6. Conclusion.....	69
 CHAPITRE III	
RELATION ENTRE LA TORDEUSE DE LA VIGNE, <i>PARALOBESIA VITEANA</i> ET LE CHAMPIGNON PHYTOPATHOGENE, <i>BOTRYTIS CINEREA</i>	70
RÉSUMÉ.....	71
1. Introduction	72
2. Matériel et méthode.....	74
2.1. Régime alimentaire des larves de <i>P. viteana</i>	74
2.2. Conditions de croissance.....	74

2.3. Conditions de culture de <i>Botrytis cinerea</i>	75
2.4. Plan expérimental.....	75
3. Analyse statistique	76
4. Résultats : Effet de l'ajout de mycélium	76
4.1. Mortalité des larves	76
4.2. Poids et temps de développement	79
5. Résultats : Cépages rouges versus cépages blancs.....	84
5.1. Mortalité des larves	84
5.2. Poids et temps de développement	84
6. Discussion	87
CHAPITRE IV	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	91
ANNEXE A	
Composés phénoliques dans le raisin (Texeira et al 2013).....	95
ANNEXE B	
Recette du régime d'élevage de <i>Paralobesia viteana</i> (Lepidoptera : Tortricidae)	96
ANNEXE C	
Pupes mâle (A) et femelle (B) de <i>Paralobesia viteana</i> (Bensadia 2009).....	97
ANNEXE D	
Dispositif expérimental en laboratoire, montrant le nombre d'individus utilisé.	98
ANNEXE E	
Composition du milieu de croissance de <i>B. cinerea</i> (produit manufacturé par Sigma-Aldrich Canada)	99
ANNEXE F	100
Dispositif expérimental réalisé en laboratoire, montrant le nombre d'individus utilisés (Chapitre III, Matériel et Méthodes).	100

ANNEXE G

Récapitulatifs complémentaires des interactions triples significatives du chapitre II ...	101
---	-----

ANNEXE H

Article, présentations et affiches	102
BIBLIOGRAPHIE	104

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1: Composés phénoliques du raisin mûr et du vin (tiré du Traité d'œnologie, Ribéreau-Gayon et al. 1972).....	6
Tableau 1.2 : Phénols totaux des différentes parties du raisin rouge et blanc californien mûr (Waterhouse et Walzem 1998).....	7
Tableau 1.3 : Comparaison des moûts de raisins sains et botrytisés (Tiré de Ribéreau-Gayon et Peynaud, 1971).....	22
Tableau 2.1 a: Teneur en composés phénoliques totaux mesurés par la méthode Folin-Ciocalteu.....	40
Tableau 2.1 b : Quantités de sucres mesurés par réfractométrie au moment de la vendange par le viticulteur de l'Orpailleur.....	40
Tableau 2.2 : Analyse de χ^2 mesurant l'effet du cépage et de la saison sur la survie des individus <i>P. viteana</i>	42
Tableau 2.3 : Analyse de χ^2 mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur la survie des larves <i>P. viteana</i>	44
Tableau 2.4 : Analyse de χ^2 mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur le sexe-ratio des individus <i>P. viteana</i>	47
Tableau 2.5 : Analyse de variance à deux facteurs mesurant l'effet du cépage sur le temps de développement larvaire et le poids des pupes de <i>P. viteana</i> femelles et mâles.....	50
Tableau 2.6 : Analyse de variance multifactorielle mesurant l'effet du cépage, du glucose, de l'acide tannique et du sexe sur le temps de développement des pupes mâles et femelles <i>P. viteana</i>	52
Tableau 2.7 : Analyse de variance à trois facteurs mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur le temps de développement des pupes <i>P. viteana</i> mâles (A) et femelles (B).....	53

Tableau 2.8 : Analyse de variance multifactorielle mesurant l'effet du cépage, du glucose, de l'acide tannique et du sexe sur le poids des pupes mâles et femelles <i>P. viteana</i>	58
Tableau 2.9 : Analyse de variance à trois facteurs mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur le poids des pupes <i>P. viteana</i> mâles (A) et femelles (B).....	59
Tableau 3.1 : Analyse de variance multifactorielle mesurant l'effet du cépage et de la présence de <i>B. cinerea</i> sur la mortalité des larves <i>P. viteana</i>	77
Tableau 3.2 : Effet du champignon <i>B. cinerea</i> sur la mortalité (%) larvaire de <i>P. viteana</i>	78
Tableau 3.3 : Analyse de variance à deux facteurs mesurant l'effet du cépage et de la présence de <i>B. cinerea</i> sur le poids des pupes <i>P. viteana</i> femelles (A) et mâles (B).....	80
Tableau 3.4 : Analyse de variance à deux facteurs mesurant l'effet du cépage et de la présence de <i>B. cinerea</i> sur le temps de développement des larves <i>P. viteana</i> femelles (A) et mâles (B).....	81
Tableau 3.5 : Effet de <i>B. cinerea</i> sur le poids (mg) moyen des pupes <i>P. viteana</i> femelles (A) et mâles (B).....	82
Tableau 3.6 : Effet de <i>B. cinerea</i> sur le temps de développement (jours) moyen des larves <i>P. viteana</i> femelles (A) et mâles (B), analysé par un test de Fischer.....	83
Tableau 3.7 : Effet du champignon <i>B. cinerea</i> sur la mortalité (%) larvaire de <i>P. viteana</i> en fonction de la nature du cépage (rouge ou blanc).....	85
Tableau 3.8 : Effet du champignon <i>B. cinerea</i> sur le temps de développement (jours) moyen des larves <i>P. viteana</i> en fonction de la nature du cépage (rouge ou blanc), analysé par un test de Fischer.....	86

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 : Cycle annuel de la vigne au Québec et des travaux viticoles associés (Dubois et Deshaies 1997).	8
Figure 1.2 : Stades phénologiques de la vigne (d'après Carisse et al. 2009).	9
Figure 1.3 : Développement et principaux événements physiologiques du raisin (d'après Kennedy 2002).....	11
Figure 1.4 : Stades de développement de la tordeuse de la vigne <i>P. viteana</i> (Clemens) A) Œufs sur une baie (Bensadia 2006) ; B) larve de stade 1 (Bensadia 2006) ; C) larve de stade 2 ; D) larve de stade 3 ; E) pupes ; F) adulte	14
Figure 1.5 : Cycle vital de la tordeuse de la vigne <i>P. viteana</i> (Clemens) au Québec.	15
Figure 1.6 : Schéma conceptuel de notre étude.....	24
Figure 2.1 : Pourcentage de survie larvaire des individus <i>P. viteana</i> en fonction du cépage au cours des années 2008 et 2009. Les abréviations MF, SB, SN et V renvoient respectivement aux cépages Maréchal Foch, Seyval blanc, Seyval noir et Vidal. Des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre la survie des pupes selon le cépage, d'après un test de χ^2 ($\alpha = 0,05$).....	43
Figure 2.2 A, B, C et D : Pourcentage de survie larvaire des individus <i>P. viteana</i> en fonction des cépages et des combinaisons d'acide tannique et de glucose. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre la survie des pupes selon un test de χ^2 ($\alpha = 0,05$).....	45
Figure 2.3 A, B, C et D : Pourcentage d'individus mâles <i>Paralobesia viteana</i> en fonction des cépages et des combinaisons présence/absence d'acide tannique et de glucose. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval	

noir (S) et le Vidal (V). L'astérisque sur les histogrammes représente une valeur significative obtenue à la suite d'un test de χ^2 à $\alpha = 0,05$48

Figure 2.4 : Temps de développement moyen (jours) des larves *P. viteana* mâles en fonction des cépages. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écarts-types.....54

Figure 2.5: Temps de développement moyen (jours) des larves *P. viteana* mâles en fonction des cépages et des combinaisons d'acide tannique. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). T- : sans tannins et T+ : avec tannins. À chaque combinaison de traitements, la présence d'un astérisque au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves selon un test de student ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écart types.....55

Figure 2.6 A, B, C et D : Temps de développement moyen (jours) des larves *P. viteana* femelles en fonction des cépages et des combinaisons d'acide tannique et de glucose. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves obtenues selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écarts-types.....56

Figure 2.7 : Poids moyen (mg) des pupes *P. viteana* mâles en fonction des cépages. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le poids

moyen des pupes obtenues selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écarts-types.60

Figure 2.8 : Poids moyen (mg) des pupes *P. viteana* mâles en fonction des cépages et de l'acide tannique. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). T- : sans tannins et T+ : avec tannins. À chaque combinaison de traitements, la présence d'un astérisque au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le poids moyen des pupes selon un test de student ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écart types.....61

Figure 2.9 : Poids moyen (mg) des pupes *P. viteana* femelles en fonction des cépages. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le poids des pupes selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écart types.....62

RÉSUMÉ

La tordeuse de la vigne, *Paralobesia viteana* (Clemens) (Lepidoptera : Tortricidae), est un important ravageur de la vigne, *Vitis vinifera*, en Amérique du Nord dont la larve de deuxième génération se nourrit des raisins. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à l'effet de la qualité nutritionnelle de la plante hôte sur la performance biologique des larves de deuxième génération. Pour cela, nous avons modifié la composition du régime alimentaire de la larve de tordeuse afin de faire ressortir les effets de différents facteurs, tel que les tanins, les sucres et le mycélium de champignon *Botrytis cinerea* (Deuteromycètes) sur la performance biologique de l'insecte. Cette performance biologique était évaluée en mesurant le temps de développement larvaire, la survie larvaire, le poids des pupes ainsi que le sexe-ratio de la tordeuse. La tordeuse avait une meilleure performance biologique sur certains cépages rouges (Maréchal Foch), et sur les milieux contenant de l'acide tannique et du glucose : le poids des pupes augmentait de 28% chez les femelles et de 41,3% chez les mâles par rapport au témoin. Contrairement à nos prédictions, l'acide tannique a causé une performance biologique supérieure au glucose. Le champignon *B. cinerea* se retrouvant souvent en même temps que la tordeuse sur la vigne, nous avons voulu vérifier si ces deux organismes possédaient une relation d'ordre nutritionnelle. Suite à l'ajout de mycélium de ce champignon dans le régime alimentaire de la larve, nous avons mesuré une amélioration de la performance biologique de la tordeuse. Les larves ont vu leur temps de développement moyen diminuer de 13,4% et le poids moyen, des pupes femelles élevées sur du raisin Vidal avec du mycélium, a augmenté de 20,5%. L'ajout de glucose et d'acide tannique augmentait le nombre de mâles de façon significative (de 30 à 50%). On a observé aussi une diminution de la mortalité des larves, sur les cépages Maréchal Foch ou Vidal contenant du mycélium, respectivement de 15,5 et de 19,8 %. Ces résultats suggèrent un effet positif de *B. cinerea* sur le développement larvaire de *P. viteana*.

Mots clés : *Paralobesia viteana*, tanins, glucose, performance biologique, cépages, *Botrytis cinerea*.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Problématique

La viticulture commerciale est récente au Québec : elle date des années 1980 et ne cesse de s'accroître. La commercialisation des vins produits a permis l'essor de cette culture, qui, aujourd'hui, recouvre plus de 500 ha du territoire québécois (Statistiques Canada 2012). On compte environ 119 vins différents, dont 50 % de blancs, 25 % de rouges, 10 % de rosés et 15 % de vins de glace. Au Québec, plusieurs cépages hybrides sont cultivés pour leur résistance aux conditions climatiques de cette région. On dénombre parmi eux le Maréchal Foch et le Seyval noir (cépages rouges), ainsi que le Seyval blanc et le Vidal (cépages blancs).

Cette intensification de la viticulture a entraîné plusieurs problèmes reliés à des insectes ravageurs. Des inventaires effectués dans les vignobles québécois ont permis d'établir une liste des ravageurs associés aux vignobles (Lasnier et al. 2001, Bostanian et al. 2003, Vincent et al. 2012), notamment la tordeuse de la vigne, *Paralobesia viteana* (Clemens) (Lepidoptera : Tortricidae), un spécialiste de la vigne qui prend de l'ampleur dans le sud du Québec. Ce ravageur a été trouvé en faible abondance dans les vignobles du Québec de 1997 à 2002 (Bostanian et al. 2003). En 2003, les tordeuses ont été suffisamment abondantes pour causer des pertes de récoltes. Dans l'État de New York et en Ontario, la tordeuse de la vigne est considérée comme l'un des ravageurs herbivores les plus importants (Hoffman et Dennehy 1987). Elle est l'une des principales cibles des programmes de gestion des vignobles dans l'est des États-Unis et du Canada (Dennehy et al. 1990, Trimble 1993, Botero-Garcès et Isaacs 2003, Isaacs et al. 2012).

Les dommages causés par la première génération larvaire apparaissent dès le printemps. Les bourgeons et les fleurs sont attaqués, et les fruits potentiels sont perdus. Les larves de la deuxième génération se nourrissent du fruit en creusant des galeries dans les raisins, causant des pertes de rendement et favorisant l'apparition de maladies fongiques. Les infestations par la tordeuse de la vigne sont variables et imprévisibles. L'ampleur des dégâts directs, comme la destruction des raisins par les chenilles, dépend de la densité de la population. En outre, des dégâts indirects sont causés par des pathogènes, comme le botrytis, dont l'entrée dans le raisin est favorisée par les blessures ouvertes laissées suite

au comportement alimentaire des chenilles. Ces pathogènes sont responsables des principales pertes quantitatives et qualitatives de la production de raisin et de vin.

2. Biologie des organismes impliqués

2.1. La vigne

La vigne, *Vitis vinifera*, est un arbrisseau tortueux, ligneux et grimpant, de la classe des dicotylédones et de la famille des Vitacées. Les *Vitis* se retrouvent en deux groupes, l'un eurasiatique et l'autre américain. Ce dernier diffère du premier en ce que la peau du fruit est facilement détachable, et que la graine adhère à la pulpe. Les *Vitis* sont généralement des espèces adaptées à un climat rigoureux. Le Québec possédant un climat plus rude que la péninsule de Niagara (Ontario) ou la vallée de l'Okanagan (Colombie-Britannique), certains vignerons, comme ceux de l'Orpailleur (Qc), buttent leurs ceps de vigne pour les protéger des gels hivernaux (Figure 1.1). Ils doivent aussi utiliser des cépages adaptés à ces climats, comme des hybrides rustiques.

2.2. Caractéristiques des cépages à l'étude

Au Québec, le principal facteur limitant la viticulture est le climat. Le gel hivernal réduit la survie des cépages, et le nombre d'unités thermiques doit suffire au mûrissement des raisins. L'utilisation de cépages d'hybrides rustiques, développés à partir de vignes sauvages, a permis l'essor de la viticulture au Québec, en raison de leur résistance au froid. Quatre cépages cultivés au vignoble de l'Orpailleur (site d'étude) sont le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN), le Vidal (V) et le Maréchal Foch (MF) ont été choisis pour notre étude. Ce sont des hybrides franco-américains issus de croisements entre la vigne européenne, *V. vinifera*, et des espèces de vignes indigènes d'Amérique du Nord. Ils sont largement cultivés au Canada en raison de leur grande résistance au froid et de leur maturation hâtive. Le Seyval blanc (Seibel 5656 × Rayon d'or ou Seibel 4995 × Rayon d'or (Galet 1988)) est le deuxième cépage le plus cultivé en Grande-Bretagne et au Canada, ainsi que dans l'est des États-Unis. C'est aussi le plus ancien au Québec. Il est très productif, mais très sensible au *Botrytis cinerea* (Deutéromycètes). Le Vidal (Ugni blanc × Rayon d'or (Galet 1988)) est l'une des variétés les plus faciles à cultiver pour les

viticulteurs nord-américains. Au Canada, cet hybride est parfait pour la production de vin de glace. Il donne des grappes abondantes, avec des baies à peau épaisse, idéales pour le vin de glace. Le Maréchal Foch (101-14 MGt × Goldriesling (Galet 1988)) est une variété très vigoureuse au froid. Le Seyval noir (Seibel 5656 × Rayon d'or ou Seibel 4995 × Rayon d'or (Galet 1988)) est un hybride à grandes grappes ayant une bonne productivité et une bonne résistance aux maladies.

2.3. Structure et composition du fruit de la vigne

On distingue trois parties dans le fruit : la pellicule, la pulpe et les pépins. La pellicule, ou « l'épicarpe », est la partie la plus externe du raisin. Elle est composée de tissus renfermant des substances colorantes, comme les flavones dans les raisins blancs et rouges, ainsi que les anthocyanes dans les raisins rouges. Elle contient aussi des substances odorantes, des acides tanniques et des substances pectiques (Ribéreau-Gayon et al. 1972, Creasy et Creasy 2009). La pulpe du raisin est composée de trois parties distinctes: la zone externe, ou exocarpe ; la zone intermédiaire, dont les cellules sont riches en substances métabolisées ; et la zone interne, soit l'endocarpe, qui abrite les pépins. La fleur de vigne étant tétramère, on devrait trouver 4 graines par fruit. Toutefois, leur nombre peut varier et aller jusqu'à 11. La paroi des pépins est dure et lignifiée, et elle protège un embryon et de l'albumen. De 5 à 8 % de la masse du pépin est constitué d'acides tanniques. Le pépin renferme aussi beaucoup d'huile que l'on peut extraire et commercialiser.

Le développement de la baie se résume à deux phases distinctes séparées par une phase de transition (Figure 1.3). Pendant la phase 1, qui commence une dizaine de jours après la floraison, le fruit augmente de volume en accumulant des acides tartrique et malique, ainsi que des tanins (Figure 1.3). La phase 2 commence 60 jours après la floraison. Pendant cette phase, le fruit accumule du saccharose synthétisé par la photosynthèse ; celui-ci est ensuite hydrolysé en fructose et en glucose. La teneur en sucre moyenne des raisins se situe entre 150 et 250 g/l de jus de raisin (Creasy et Creasy 2009).

À la récolte, le fruit mûr est composé de 75 à 85 % d'eau, de 15 à 25 % de sucres (principalement du glucose et du fructose), de 0,5 à 1 % d'acides organiques, et enfin de 0,25 % de pectine et de composés secondaires (Creasy et Creasy 2009).

Les composés secondaires, dont les polyphénols, sont présents en grandes concentrations dans le raisin et ont une importance majeure en œnologie. Quatre familles de composés phénoliques principales se retrouvent dans le vin et dans le raisin: les acides phénoliques, les flavones, les anthocyanes et les tanins (Tableau 1.1, Annexe A). Les raisins rouges renferment plus de tanins que les raisins blancs (Tableau 1.2) ; dans notre étude, les raisins rouges sont le Maréchal Foch et le Seyval noir et contiennent plus de tanins (chapitre 2). Il faut savoir que les cépages hybrides cultivés au Québec contiennent 4 à 5 fois plus de polyphénols que *Vitis vinifera* qui est cultivée ailleurs dans le monde (communication personnelle de Karine Pedneault). Au moment de la récolte, la quantité de sucres des 4 cépages était peu différente entre-eux (chapitre 2). Le moment où s'inscrit notre étude est celui où les raisins sont mûrs et prêts à être récoltés (Figure 1.2). À ce stade, les raisins contiennent le plus haut taux de sucres et de tanins et le plus bas taux d'acidité (Figure 1.3) et la larve de deuxième génération est présente dans le champ.

Tableau 1.1: Composés phénoliques du raisin mûr et du vin (tiré du Traité d'œnologie, Ribéreau-Gayon et al. 1972).

Famille chimique		Teneur dans le raisin et le vin (mg/l)	
		Rouge	Blanc
Acide phénolique	Acide benzoïque	50 à 100	1 à 5
	Acide cinnamique	50 à 100	1 à 5
Flavones	Flavonols	15	Traces
Anthocyanes	Anthocyanidines	20 à 500	0
Tanins	Flavanols-3	1500 à 5000	0 à 100
	Flavanediols-3,4	Traces	0

Tableau 1.2 : Phénols totaux des différentes parties du raisin rouge et blanc californien mûr (Waterhouse et Walzem 1998).

Tissu	% Poids frais	Phénols totaux (mg/kg de poids frais)	
		Rouge	Blanc
Peau	15	1800	900
Pulpe	1	40	35
Jus	78	210	175
Graines	6	3500	2800
Total	100	5600	3900

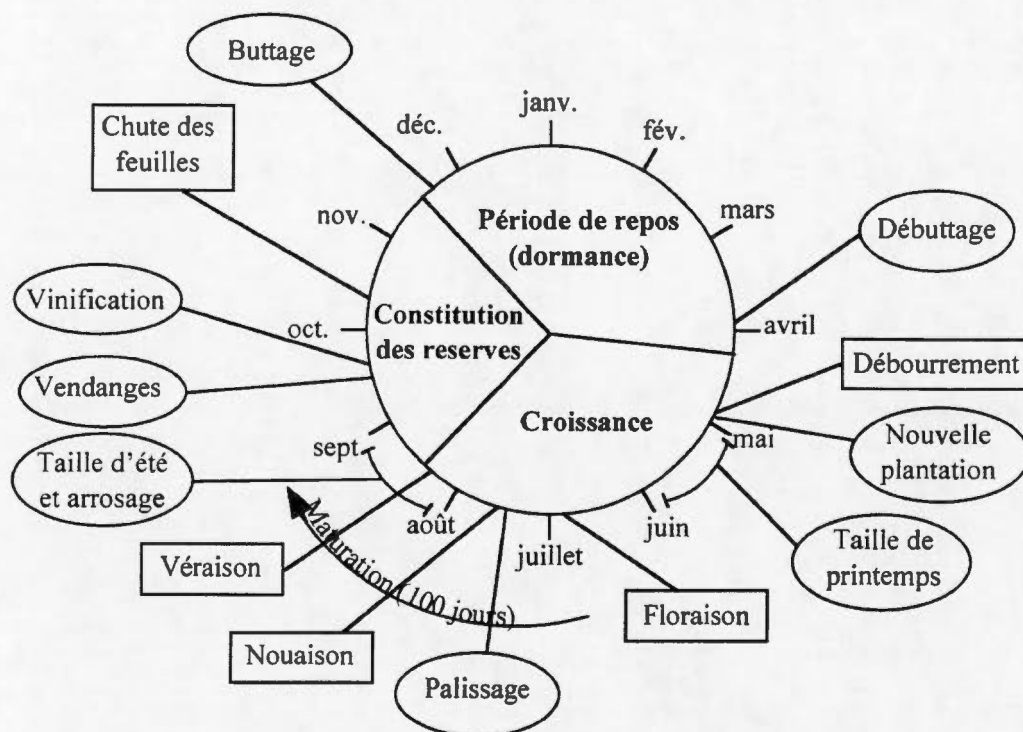


Figure 1.1 : Cycle annuel de la vigne au Québec et des travaux viticoles associés (Dubois et Deshaies 1997).

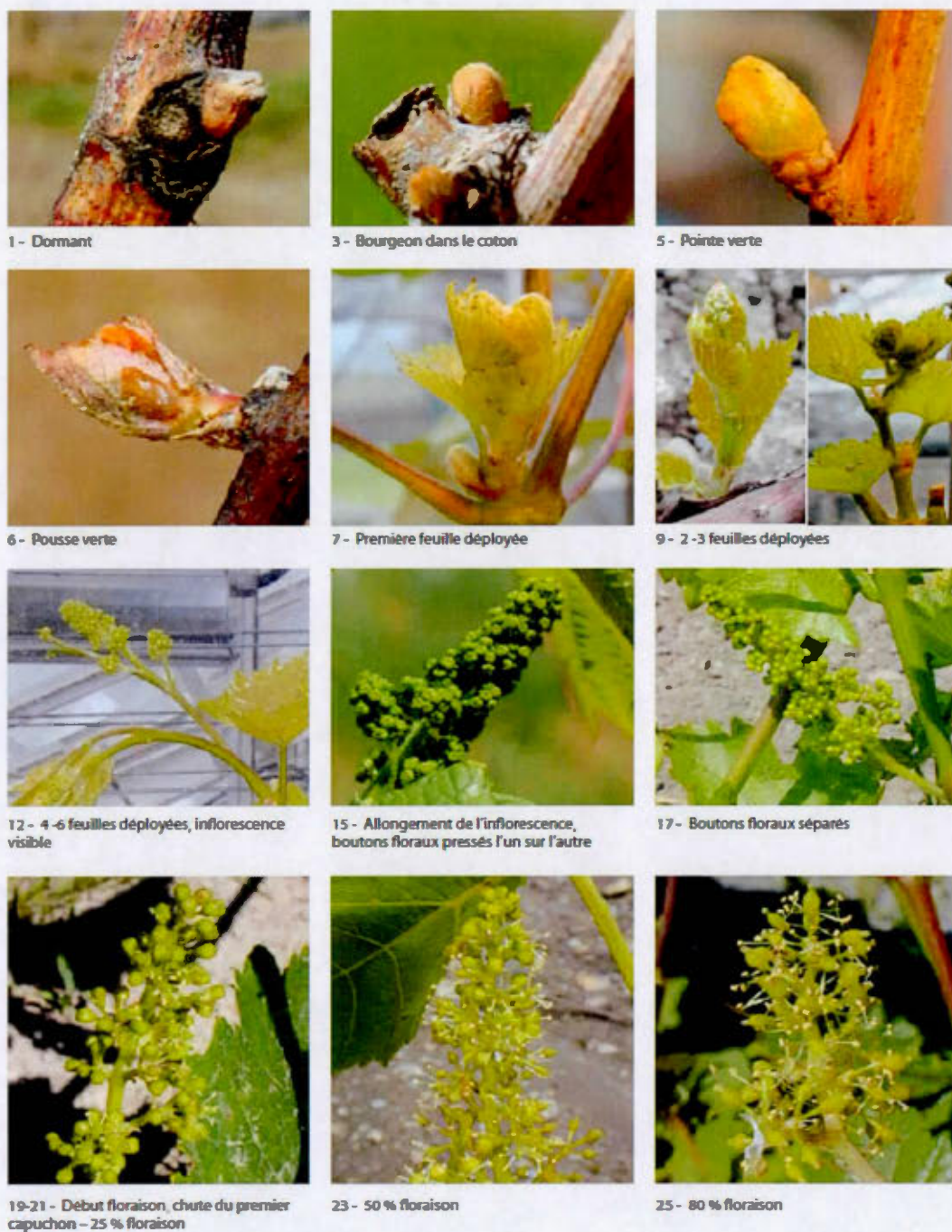


Figure 1.2 : Stades phénologiques de la vigne (d'après Carisse et al. 2009).



27 - Nouaison



29 - Baies de la taille d'un plomb (4-6 mm)



31 - Baies de la taille d'un pois (7-10 mm)



33 - Fermeture de la grappe



35 - Véraison : Fermeté de la baie diminue, la pellicule devient translucide (baies vertes), apparition de pigments (baie bleues, rouges)



38 - Récolte à maturité



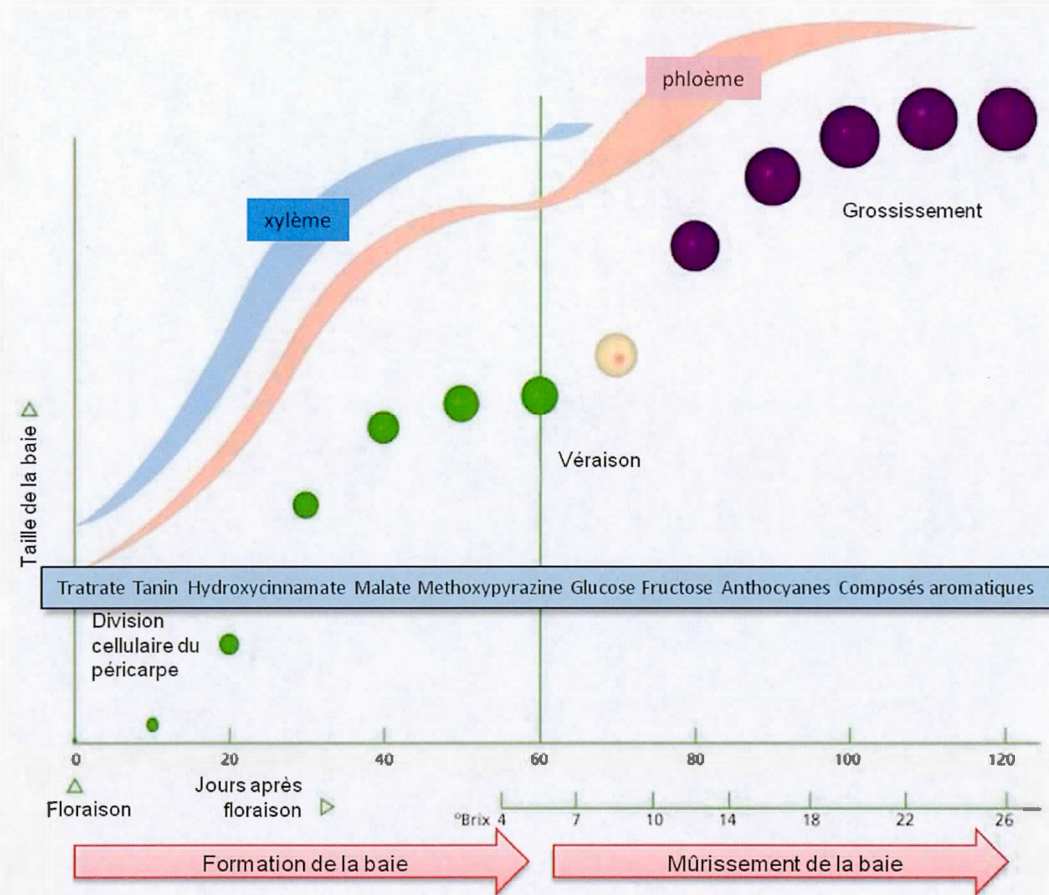


Figure 1.3 : Développement et principaux événements physiologiques du raisin (d'après Kennedy 2002).

2.4. La tordeuse de la vigne

La tordeuse de la vigne, appelée auparavant *Endopiza viteana* Clemens (Browns 2006), a été récemment renommée *Paralobesia viteana* (Clemens). Endémique à l'est de l'Amérique du Nord, on la trouve sur les vignes sauvages et sur les vignes cultivées mais aussi sur des hôtes secondaires tels que des plantes de la famille des Fabaceae, des Lauraceae ou des Rosaceae (Gilligan et Epstein 2014). Cet insecte polyphage et multivoltin appartient à l'ordre des Lépidoptères, à la famille des Tortricidae. C'est l'un des ravageurs les plus répandus et les plus dommageables pour les vignes du Nord-Est américain et du Canada, incluant le Québec (Bostanian et al. 2003, Isaacs et al. 2012). Sa distribution correspond aux régions de culture de la vigne (Isaacs et al. 2012).

P. viteana passe l'hiver sous forme de pupes dans la litière pour émerger au printemps (Luciani 1987, Tobin et al. 2002). Le nombre de générations de tordeuse varie entre 2 et 4 en fonction du lieu géographique et des conditions climatiques. Dans l'État de New York (Hoffman et al. 1992), 2 ou 3 générations sont répertoriées, alors qu'on en observe 4 dans le sud du Missouri et de l'Arkansas, où les températures sont plus chaudes (Biever et Hostetter 1989). À ce jour, aucune donnée sur le nombre de générations de tordeuse de la vigne n'a été publiée au Québec. Au cours de notre étude, nous avons observé deux générations dans la région de l'Estrie (Qc).

Les premiers mâles commencent leur activité de vol au printemps, quelques jours avant les femelles (Tobin et al. 2002, Isaacs 2012). Les premières femelles pondent leurs œufs sur les bourgeons, les petites tiges ou les baies en formation (Clark et Dennehy 1988). *P. viteana* est un insecte crépusculaire qui accomplit ses activités d'accouplement et de ponte à la fin de la journée (Clark et Dennehy 1988). Une femelle peut pondre jusqu'à 33 œufs au cours de sa vie (Luciani 1987). Plus tard dans la saison, quand les fruits sont formés, les œufs sont déposés isolément sur la pellicule du raisin.

L'adulte est un petit papillon brun de 4 à 6 mm de long, et de 9 à 12 mm d'envergure. Les ailes sont bleu-gris à la base et beiges avec des taches brunes à l'extrémité (Figure 1.4). L'œuf est de forme ovale et mesure 0,7 mm de diamètre. Il éclot après 3 à 5 jours, selon la température. La larve nouvellement née est de couleur crème, avec une tête brune.

Avec l'âge, elle devient plus foncée et parfois pourpre (Figure 1.4). Il y a quatre stades larvaires (Luciani 1987) et, à maturité, la larve peut mesurer 10 mm de long.

Au printemps, les larves de la première génération se nourrissent de bourgeons, de petites tiges ou de baies en formation, adoptant ainsi un régime phytophage. La chenille cause des dégâts sur plusieurs structures de la plante : sur les bourgeons, les tiges, les baies en formation et les feuilles. L'effet économique de la première génération est minime comparativement à celui de la deuxième génération (Isaacs et al. 2012).

Plus tard dans la saison et au moment du vol des femelles de la deuxième génération, les femelles pondent sur les raisins formés et en maturation (Figure 1.5). Pour se nourrir, les larves creusent des cavités dans les baies et s'y développent. Quand elles atteignent le 4^e stade larvaire, elles sortent des baies pour tisser un abri en repliant le rebord d'une feuille et en la liant à l'aide de fils de soie. Cet abri leur permet de compléter leur pupaison qui dure entre 5 et 7 jours. La tordeuse de la vigne passe l'hiver sous forme de chrysalide fusiforme de 5 mm de long. Les larves de la deuxième génération causent des dommages directs et indirects à la vigne. Les baies infestées mûrissent prématurément, s'ouvrent et tombent. Le point d'entrée de la larve constitue aussi une porte d'entrée de maladies fongiques (dommages indirects de la vigne).

Les larves de la deuxième génération sont frugivores. Elles se nourrissent de la pulpe et, très souvent, des graines ; elles ingèrent aussi la pellicule du fruit en entrant et en sortant de celui-ci. Au cours de la saison, le fruit qui mûrit offre à la tordeuse de la deuxième génération une alimentation riche en sucres et en tanins (Figure 1.3). Les sucres proviennent de la pulpe, et les tanins, des graines et de la peau (Tableau 1.2).

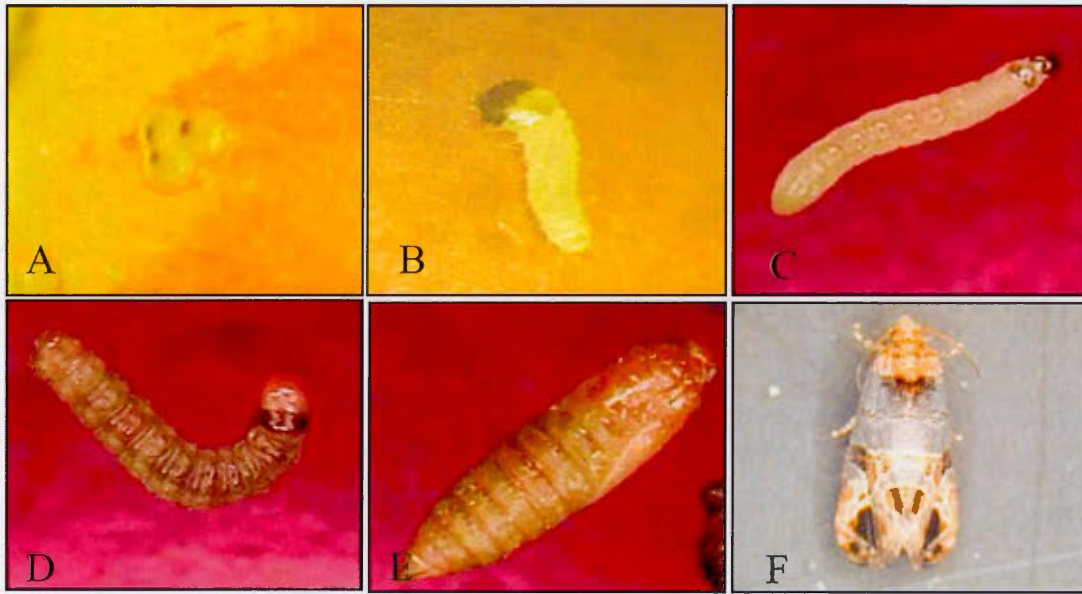


Figure 1.4 : Stades de développement de la tordeuse de la vigne *P. viteana* (Clemens) A) Œufs sur une baie (Bensadia 2006) ; B) larve de stade 1 (Bensadia 2006) ; C) larve de stade 2 ; D) larve de stade 3 ; E) pupe ; F) adulte

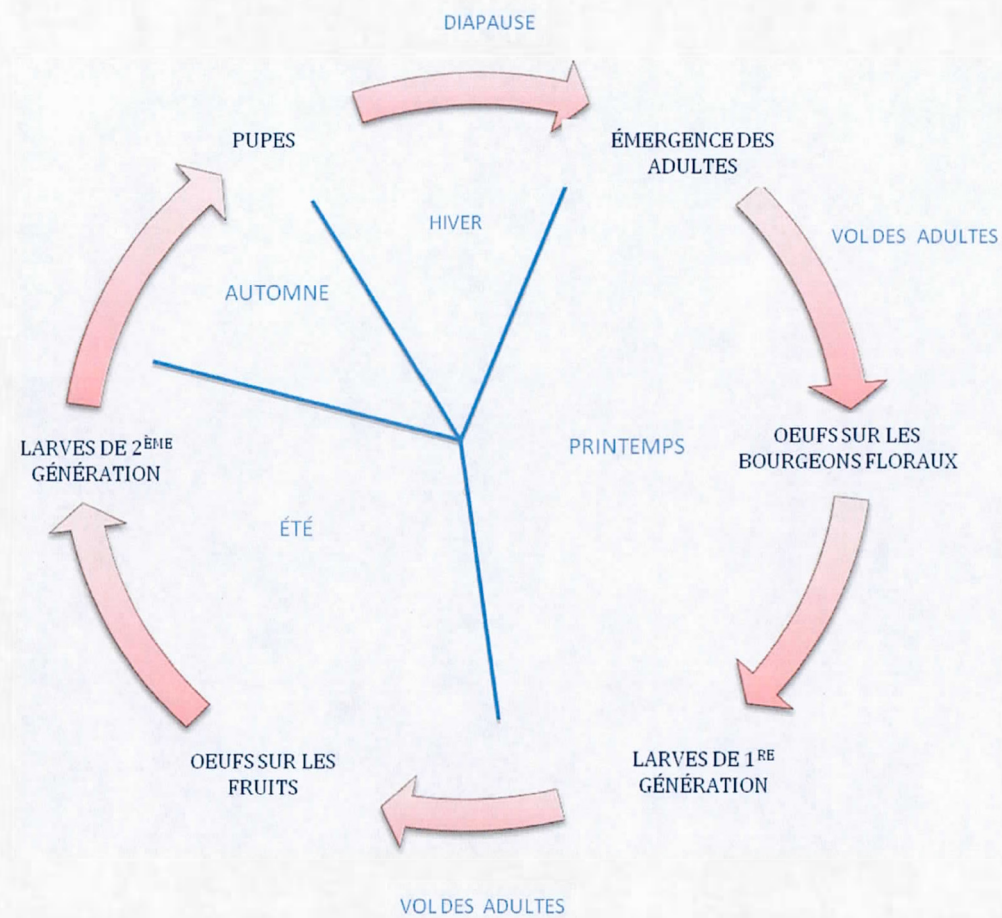


Figure 1.5 : Cycle vital de la tordeuse de la vigne *P. viteana* (Clemens) au Québec.

3. Influence de la qualité nutritionnelle de la plante hôte sur les insectes phytophages

L'interaction entre les herbivores et les plantes a fait l'objet de beaucoup de recherches depuis plusieurs décennies (Fraenkel 1959, Ehrlich et Raven 1964, Kessler et Baldwin 2002), dans le but de connaître les fondements écologiques et évolutifs de ces aspects mais aussi dans le but de lutter contre les ravageurs des cultures.

Les qualités nutritives des plantes varient; elles influencent positivement ou négativement les processus de croissance, de développement et de reproduction des insectes herbivores. Elles déterminent la valeur adaptative (*fitness*) (Awmack et Leather 2002) et la performance biologique des insectes phytophages (Scriber et Slansky 1981). Les plantes assurent à ces derniers des nutriments (comme les protéines, les acides aminés, les glucides, les lipides, les vitamines ou l'eau) essentiels au développement larvaire des insectes (Scriber et Slansky 1981). Elles produisent aussi des composés non utiles — voire nuisibles ou mortels — pour les insectes, notamment des polyphénols, des alcaloïdes ou d'autres composés allélochimiques (Ogushi 1992, Behmer 2009). Les principaux éléments essentiels aux herbivores sont l'eau, l'azote organique et les sucres solubles, alors que les composés secondaires, comme les composés polyphénoliques, leur sont généralement nuisibles.

Les insectes phytophages sont très sensibles au contenu en eau de leur diète. Elle constitue un facteur très important pour la croissance et la survie des lépidoptères (Clancy 1991, Chown et Nicholson 2004), car elle module de nombreux comportements, notamment la reproduction et la ponte. Les larves de lépidoptères sont composées de 85 à 92 % d'eau, et leur efficacité biologique est corrélée positivement avec le contenu en eau de leur nourriture (Scriber 1977).

La teneur en azote de la plante hôte est un facteur connu pour influencer le succès des herbivores (Slansky et Feeny 1977, Mc Neill et Southwood 1978, Mattson 1980, Denno et McClure 1983, Strong et al. 1984). L'azote est un nutriment crucial, car il entre dans la composition des acides nucléiques et des protéines et est au cœur de nombreux cycles

métaboliques comme le cycle de Krebs ou la respiration cellulaire (Chown et Nicholson 2004). Les plantes comblent leurs besoins en azote en le tirant du sol sous forme inorganique (nitrates ou ammonium), alors que les animaux le prélèvent de leur alimentation sous forme organique (protéines ou acides aminés). Pour compenser la faible disponibilité de l'azote métabolisable, les organismes (végétaux et animaux) dépendent souvent d'une source d'azote provenant de microorganismes (symbiose avec des bactéries ou des champignons). Un régime alimentaire riche en azote accélère les processus de croissance des larves de lépidoptères et la reproduction des insectes adultes (Soldaat et Vrieling 1992). L'azote protéinique est considéré comme l'un des nutriments les plus importants pour la croissance des animaux, et il constitue aussi la matière première pour la fabrication de nouveaux tissus. Un équilibre entre protéines et glucides (ratio N : C) est nécessaire, car ces derniers constituent une source d'énergie nécessaire à la croissance (Simpson et al. 1995). L'importance de l'équilibre des nutriments absorbés par les insectes herbivores a été mis en évidence par de nombreux chercheurs, qui ont surtout fait varier la proportion de protéines et de carbone (P : C) (Behmer 2009, Roeder et Behmer 2014). Un taux approprié est nécessaire à une croissance et à un développement efficaces ; il varie selon l'espèce d'insecte, et aussi en fonction de sa stratégie alimentaire — généraliste ou spécialiste (Bede et al. 2007). En général, les plantes assurent un taux de sucre (hydrates de carbone) suffisant ou supérieur aux besoins des insectes, alors que le taux de protéines est souvent insuffisant sur le plan de la qualité ou de la quantité (Karowe et Martin 1989, Felton 1996, Throop et al. 2004). Étant donné cette proportion déséquilibrée, pour consommer suffisamment de protéines, les larves doivent absorber un excès de glucides dont il leur faut limiter les effets néfastes (Lee et al. 2002 et 2004) soit en augmentant la respiration (Telang et al. 2003), soit en métabolisant l'excès, par les enzymes de la salive (Merkx-Jacques et Bede 2005).

Les sucres sont une source d'énergie nécessaire à la synthèse des lipides et du glycogène (Friend 1958, Chapman 1998). Le rôle des sucres solubles (glucose, fructose, saccharose) dans la nutrition des insectes a longtemps été négligé. Pourtant, jusqu'à un certain seuil, leur augmentation favorise la performance biologique des insectes (Albert et Bauce 1994). Un ajout d'au moins 0,9 % de sucres au régime de base accroît le taux de développement et la masse de *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae)

(Harvey 1974) et stimule sa consommation de nourriture (Albert et Bause 1994). Chez *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae), des concentrations de l'ordre de 10^{-3} à 10^{-1} M de saccharose stimulent la consommation de la larve (Blom 1978). En revanche, à de plus fortes concentrations, l'effet inverse est observé (Chapman 1974). De façon générale, les glucides, les lipides et les protéines non structurales sont très impliqués dans les processus métaboliques, alors que les protéines de structures après digestion participent à la fabrication du corps de l'insecte (House 1974). En cas de carence en sucres, le métabolisme de l'insecte doit puiser dans les ressources protéiniques, et la croissance de l'animal s'en trouve ralentie. L'interaction entre l'azote et les sucres a été soulignée par une étude de Jensen (1988) intégrant des régimes pauvres en acides aminés et riches en sucres. Ces régimes ont favorisé une augmentation de la masse des pupes et une fécondité élevée chez *Gilpinia hercyniae* (Hymenoptera: Diprionidae). De façon générale, les sucres sont des phagostimulants des insectes.

En dépit de l'énorme variation de la qualité de la plante hôte, l'insecte peut obtenir ce dont il a besoin grâce à des comportements alimentaires flexibles et à la façon dont il utilise les nutriments (Slansky 1993, Chown et Nicholson 2004). Un insecte capable de se déplacer peut compenser les manques nutritionnels de trois façons : soit en augmentant sa consommation afin d'obtenir plus de nutriments, soit en sélectionnant aussi une autre ressource alimentaire pour compléter son régime, soit en augmentant son efficacité digestive afin de tirer le maximum des nutriments ingérés (Simpson et Simpson 1990). Les larves de lépidoptères, elles, ont une mobilité réduite ; le choix des ressources alimentaires auxquelles elles ont accès est donc restreint ; pour compenser, elles doivent souvent manger plus — donc absorber plus de métabolites secondaires — ou tirer le maximum des nutriments pendant la digestion (Raubenheimer 1992).

3.1. Qualité nutritive du raisin et effet sur la tordeuse

Au cours de la saison, le fruit se modifie physiquement et chimiquement (Figure 3), les sucres et les tanins se concentrent dans le raisin (Figure 1.3), et l'insecte doit s'adapter à ces changements. Le raisin possède un taux de sucres plus important que la plupart des autres fruits (Creasy et Creasy 2009), mais aussi une particularité qui le diffère des autres fruits : la présence d'une grande concentration en tanins.

Les cépages rouges étudiés (MF et SN) possèdent des taux de sucres comparables aux cépages blancs (SB et V) (chapitre 2). En revanche, les cépages rouges contiennent plus de tanins que les cépages blancs : on peut s'attendre à ce que la larve de tordeuse performe mieux sur les cépages blancs (qui contiennent autant de sucres, mais moins de tanins). Notre étude se déroule au moment où les raisins sont mûrs et où les larves de la deuxième génération sont présentes.

La plupart des études traitant de l'effet de la qualité nutritionnelle de l'hôte (surtout en ce qui a trait aux tanins) sur les insectes ont été menées sur des insectes phytophages se nourrissant uniquement de feuilles (Feeny 1976, Rhoades et Cates 1976, Karowe 1989, Awmack et Leather 2002, Bernays 1981 et 1994, Scriber et Slansky 1981, Slansky et Rodriguez 1987). L'originalité de notre recherche réside, entre autres choses, dans le fait que la ressource alimentaire des insectes à l'étude est un fruit contenant des tanins. Il existe beaucoup d'articles qui se penchent sur des insectes attaquant des fruits, mais ils concernent surtout les diptères comme les mouches à fruits (Diptera: Tephritidae) (Aluja et Liedo 1993) et non les lépidoptères.

4. Relation entre *P. viteana* et *B. cinerea*

Les associations exosymbiotiques ou endosymbiotiques sont très fréquentes chez les insectes devant compenser un régime pauvre en azote, en lipides ou en un autre nutriment essentiel à leur développement. Vega et Dowd (2005) rapportent que 143 espèces d'insectes réparties en huit ordres différents entretiennent une relation bénéfique ou neutre avec un champignon. Les insectes ayant des associations avec les champignons bénéficient d'un apport nutritionnel soit en consommant directement ceux-ci, soit en consommant la plante infestée de champignons (Gibson et Hunter 2010). Les champignons concentreraient l'azote et synthétiseraient d'autres éléments essentiels, comme des vitamines, des acides aminés et des stérols (French et al. 1973, Noda et Kodoma 1996, Noda et Koizumi 2003) et contribueraient à la détoxification des métabolites secondaires que produit la plante (Shen et Dowd 1992).

Les insectes sont incapables de synthétiser les stérols (Xiangfeng et al. 2013). Ils doivent donc se les procurer d'une source exogène pour leur développement et leur reproduction (Clark et Bloch 1959, Jing et al. 2013). Il existe beaucoup d'exemples d'associations entre insectes et champignons, l'exemple le plus probant étant celui des fourmis « coupe-feuilles » cultivant des jardins de champignons (Whistler 1979). Les insectes adoptent plusieurs stratégies évolutives, comme une association avec des champignons (mutualisme). On trouve de telles relations dans plusieurs ordres d'insectes, notamment les diptères, les hyménoptères et les lépidoptères. À ce jour, deux associations impliquant la vigne sont connues : l'une entre l'acarier mycophage *Orthotydeus lambi* (Baker) et le champignon phytopathogène *Uncinula necator* (Schwein) (English-Loeb et al. 2005), et l'autre entre le lépidoptère *Lobesia botrana* (Clemens) et le champignon *Botrytis cinerea* (Deuteromycetes) (Mondy et al. 1998a et b, Mondy et Corio-Costet 2000 et 2004).

Chaque acteur d'une relation mutualiste tire un bénéfice. La plupart du temps, les champignons bénéficient d'un vecteur de dispersion de leurs spores, et l'insecte d'une source nutritive comme des stérols, des vitamines ou d'autres composés chimiques (Beaver 1989). Les attaques de la larve de tordeuse sont autant de points d'entrée de vecteurs de maladies de la vigne, comme *Botrytis cinerea*, un champignon phytopathogène attaquant les raisins, causant ainsi des pertes de rendement. Mondy et al. (1998 a et b) ont montré une interaction de nature mutualiste entre ce champignon et *L. botrana* (Tortricidae) (homologue européen de *P. viteana*). En effet, la larve de cet insecte agit comme vecteur des conidies de *B. cinerea* (Fermaud et Le Menn 1992). Les tunnels qu'elle creuse dans les raisins facilitent la pénétration et le développement de mycélium dans les grappes (Fermaud et Le Menn 1989). Un frugivore comme la larve *P. viteana* serait en mesure d'utiliser les stérols produits par les champignons nécessaires à sa métamorphose hormonale (Svoboda et al. 1991). Le champignon agit mécaniquement, car il ramollit la pellicule du fruit et favorise ainsi la pénétration de la larve dans le raisin. Le champignon agit aussi chimiquement en concentrant les sucres dans le fruit (Ribéreau-Gayon et Peynaud 1971, Tableau 1.3). Ces éléments nous conduisent à nous demander si, à l'instar de son homologue européen, *P. viteana* pourrait avoir une telle relation avec le champignon *B. cinerea*.

Tableau 1.3 : Comparaison des moûts de raisins sains et botrytisés (Tiré de Ribéreau-Gayon et Peynaud, 1971).

Composés chimiques	Teneur (g/l de moût de raisin)	
	Raisins sains	Raisins infestés par <i>B. cinerea</i>
Sucres réducteurs	238	360
Acidité totale	3,92	4,02
Acide tartrique	5,1	4,3
Acide malique	2,0	4,0
Acide gluconique	0	1,8
Acide acétique	0	1,1
Glycérol	0	10,5

5. Objectifs

Le but principal de cette thèse est de mesurer l'effet de la qualité nutritionnelle de la plante hôte sur un lépidoptère herbivore. Une intervention sur la qualité de la diète de l'insecte nous permettra de mesurer l'impact sur sa performance larvaire et de prédire les conséquences sur son fitness et ultimement sur la dynamique de sa population (Figure 1.6).

Pour cela, nous avons fait varier la nature du raisin intégré dans la nourriture de la tordeuse, entrant dans la composition habituelle du régime d'élevage, ainsi que les taux de sucres et de tanin. Nous avons aussi ajouté ou non du mycélium de champignon *B. cinerea* dans leur alimentation. Par la suite, nous avons mesuré les paramètres de performance larvaire, comme le poids, le temps de développement larvaire, la survie et le sexe-ratio de l'insecte.

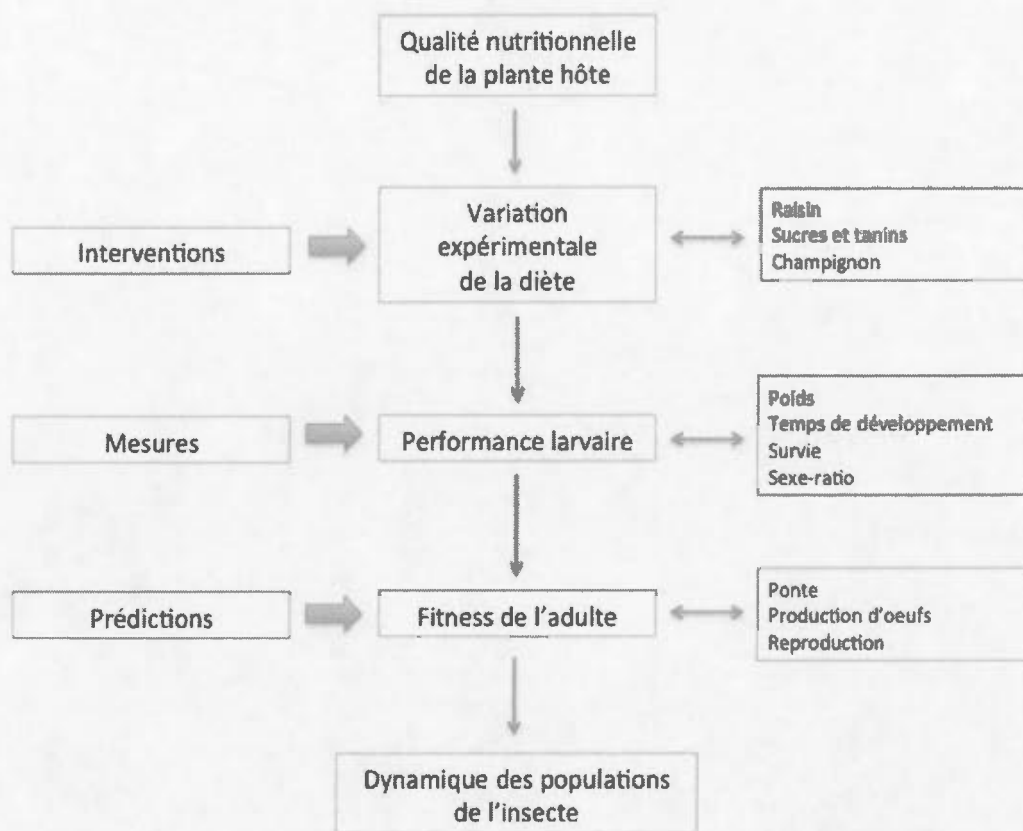


Figure 1.6 : Schéma conceptuel de notre étude (Nous n'avons pas mesuré le fitness : nous l'avons représenté afin de montrer la possibilité d'aller plus loin dans l'étude).

Le sujet principal des deux prochains chapitres est l'effet de la qualité du régime alimentaire sur la performance de l'insecte. Nous proposons de répondre à deux questions concernant la relation entre *P. viteana* et *V. vinifera* et à une question sur la relation entre *P. viteana* et *B. cinerea*.

Le chapitre 2 traitera des effets de la qualité nutritive des cépages rouges et blancs sur la performance biologique de *P. viteana* sur le terrain et en laboratoire. Sur le terrain, on mesurera l'effet des différents cépages sur la performance biologique des larves élevées directement sur la grappe de raisin. Au laboratoire, on fera varier les cépages, les taux de tanins et de sucres dans le régime alimentaire afin de faire ressortir les effets de ces composés sur le développement de la larve, le poids de la pupa et la survie larvaire.

Les prédictions du chapitre 2 sont les suivantes :

- Les larves ayant accès à une alimentation à base de raisins blancs (contenant moins de tanins) auront une meilleure performance biologique que celles dont le régime se fonde sur des raisins rouges (contenant plus de tanins).
- L'ajout de tanins dans le régime « raisins blancs » augmentera le temps de développement et diminuera la masse des pupes, mais moins que dans le cas d'une alimentation basée sur des raisins rouges additionnée de tanins.
- L'ajout de sucres dans le régime « raisins blancs » stimulera la croissance larvaire et augmentera la masse des larves de tordeuses plus que l'ajout de sucres dans le régime « raisins rouges ».
- L'ajout simultané de tanins et de sucres aura un effet moindre et peut-être nul car ces deux substances ont un effet opposé et ceci dans les deux sortes de régimes.

Dans le chapitre 3, nous mesurons l'effet de *B. cinerea* sur le développement des larves, le poids des pupes et la survie larvaire. Pour cela, nous avons ajouté du mycélium de *B. cinerea* dans le régime alimentaire afin de mesurer son effet sur la tordeuse de la vigne.

Nous formulons les prédictions ci-dessous :

- - La performance de larves *P. viteana* issues de régimes alimentaires contenant le champignon *B. cinerea* sera meilleure que celle des larves dont l'alimentation est dépourvue de ce champignon.
- - La performance des larves *P. viteana* issues des cépages blancs et en présence de *B. cinerea* sera meilleure que celles des larves issues des cépages rouges et exposées à la présence de ce champignon.

CHAPITRE II

EFFET DE LA QUALITÉ NUTRITIONNELLE DE LA PLANTE HÔTE SUR LA PERFORMANCE BIOLOGIQUE DE *PARALOBESIA VITEANA*

Depuis l'intensification de la culture de la vigne ces dernières années, le nombre de ravageurs tels que la tordeuse de la vigne, *Paralobesia viteana*, a augmenté. Celle-ci est la cible de plusieurs programmes de lutte et suscite des dépenses importantes pour les viticulteurs. Les cépages utilisés au Québec possèdent des qualités nutritionnelles et des résistances aux ravageurs qui diffèrent entre eux. Peu de données sont publiées sur l'écologie nutritionnelle de *Paralobesia viteana*. Il nous a donc paru utile d'étudier l'effet de la qualité nutritionnelle de la plante hôte sur la tordeuse.

Le manuscrit du chapitre 2 sera soumis à la revue scientifique *Entomologia Experimentalis et Applicata* sous le titre de « **Effect of Nutritional Host Plant Quality on Grape Berry Moth's Biological Performance** ».

RÉSUMÉ

Paralobesia viteana est un ravageur spécialiste de la vigne dont la larve de deuxième génération se nourrit de raisins. Cette alimentation lui apporte des sucres, mais aussi une quantité de tanins dont les fonctions seraient de défendre la plante contre l'herbivorie. Dans cette étude, en mesurant le temps de développement de la larve, ainsi que la survie, le sexe-ratio et le poids de la pupa, nous avons mis en évidence, sur le terrain et au laboratoire, l'effet de la qualité nutritionnelle de plusieurs variétés de vigne, de l'acide tannique et du glucose sur la performance biologique de l'insecte. Les cépages permettant une meilleure performance biologique des larves étaient des variétés rouges (Maréchal Foch et Seyval noir), même s'ils contenaient relativement plus de tanins que les cépages blancs. Le cépage qui a donné la plus mauvaise performance était un blanc (Vidal). L'ajout de glucose n'a pas favorisé la performance de l'insecte, alors que l'ajout d'acide tannique seul en a eu. Les effets les plus notables ont été observés dans le cas de l'ajout simultané de glucose et d'acide tannique dans l'alimentation 'Vidal' : le poids des pupes femelles a augmenté de $28 \% \pm 5,5 \%$, et celui des pupes mâles, de $41,3 \%$. Le temps de développement des individus des deux sexes a diminué de deux jours, et la survie larvaire a augmenté de $22,4 \%$. L'ajout de glucose et d'acide tannique a modifié de façon significative le sexe-ratio en faveur des mâles (ceux-ci ont augmenté de 30 à 50 %). Ces résultats vont à l'encontre de certaines théories actuelles concernant les effets de la qualité nutritionnelle de certaines plantes sur les herbivores, à savoir que les tanins ont des effets négatifs sur la performance biologique des insectes herbivores et que le glucose a des propriétés phagostimulantes.

Mots clés : *Paralobesia viteana*, acide tannique, glucose, performance biologique, cépages

1. Introduction

La qualité nutritive de la plante hôte est un déterminant crucial de la performance biologique d'un insecte phytophage (Mattson 1980, Scriber et Slansky 1981, Slansky et Rodriguez 1987 ; Awmack et Leather 2002, Chown et Nicholson 2004). Elle affecte directement ou indirectement l'insecte immature comme l'adulte. Pour maintenir leur performance biologique optimale, les insectes doivent s'adapter aux variations de la qualité nutritionnelle de la plante hôte. Les composés essentiels comme l'azote, les sucres solubles et l'eau, ainsi que les composés secondaires tels que les acides phénoliques, sont des éléments clefs de la qualité nutritionnelle des plantes (Feeny 1970, Harvey 1974, Bernays 1978, Mattson 1980, Clancy 1992, Chown et Nicholson 2004).

Les glucides sont indispensables au métabolisme de l'insecte en tant que substrat énergétique. Par ailleurs, ils interviennent dans la synthèse du glycogène et d'acides aminés (Friend 1958, Chapman 1998). L'augmentation des sucres dans le régime alimentaire des larves favorise généralement leur performance biologique et stimule leur consommation (Dadd 1960, Albert et Bause 1994). Les sucres augmentent le taux de développement et le poids de *Choristoneura fumiferana* (Harvey 1974). Aux doses retrouvées naturellement dans les feuilles, les sucres solubles peuvent devenir phagostimulants. Par exemple, chez *Pieris brassicae* (Lepidoptera), des doses de l'ordre de 10^{-3} à 10^{-1} M de sucrose stimulent la consommation de la larve (Blom 1978). L'utilisation des sucres par l'insecte dépend de la capacité de celui-ci à les hydrolyser. Ils sont généralement digérés sous forme de monosaccharides. Ainsi, des composés comme le glucose sont assimilés très facilement par l'insecte (Chapman 1998). Cependant, certaines études (Douglas 2006) font part d'un effet négatif des sucres sur le développement des insectes tel que les pucerons. Un excès de sucres dans la diète des pucerons causerait des dysfonctionnement dans la régulation des sucres par leur organisme.

L'étude de l'interaction entre les tanins et les insectes phytophages date d'une quarantaine d'années ; notamment, des travaux importants ont été effectués par Feeny (1976), de même que Rhoades et Cates (1976). Selon eux, les tanins sont des composés

polyphénoliques secondaires de défense contre les organismes pathogènes et les herbivores. Ces molécules sont ubiquitaires chez les angiospermes ; elles ont des effets antiappétants sur les insectes phytophages et réduisent leur digestion des protéines (Barbehen et Constabel 2011).

On trouve deux types de tanins : les tanins hydrolysables et les tanins condensés. Les tanins hydrolysables sont constitués de plusieurs unités d'acide gallique liés ensemble et estérifiés à un sucre, souvent un glucose. Quant aux tanins condensés, ce sont des polymères de flavonols (Ayres et al. 1997) ; on en trouve en grande quantité dans les raisins (Annexe A).

Les tanins peuvent altérer la performance biologique de l'insecte en agissant comme des inhibiteurs d'enzymes digestives, qui entraînent un ralentissement de la croissance des insectes (Feeny 1976, Rhoades et Cates 1976, Barbehenn et Constabel 2011). Les tanins et autres polyphénols agiraient selon différents mécanismes, notamment en inhibant la consommation de nourriture (Schultz 1989, Hagerman et Butler 1991), en réduisant l'efficacité de l'utilisation des éléments nutritifs (Felton et al. 1989) ou en provoquant des lésions sur les couches épithéliales de l'intestin moyen des insectes (Bernays et al. 1980, Steinly et Berenbaum 1985, Barbehen et Constabel 2011). Les systèmes de défense de la plante hôte, par exemple les composés secondaires, créent des dommages dans la larve qui se révèlent délétères pour la valeur adaptative (*fitness*) de l'insecte adulte.

La survie larvaire, le temps de développement et le poids des pupes sont des indices de performance biologique fréquemment étudiés en dynamique des populations d'insectes. Un insecte est directement affecté par son temps de développement : plus celui-ci est long, plus l'insecte est exposé aux attaques d'ennemis naturels (Weseloh et Andreadis 1982). Par ailleurs, le poids des larves et des pupes de *Choristoneura fumiferana* (Clemens) (Lepidoptera : Tortricidae) est positivement corrélé avec le nombre d'œufs produits (Carisey et Baucé 1997, 2002).

Paralobesia viteana Clemens (Lepidoptera : Tortricidae) est un herbivore qui se nourrit préférentiellement de raisins sauvages ou cultivés dans l'est des États-Unis et dans le sud du Canada (Johnson et Hammar 1912, Isaacs et al. 2012). La femelle pond un seul œuf

sur le raisin et, peu après l'éclosion, la larve entre dans la baie pour se nourrir et se développer. Avant la pupaison, la larve quitte la baie et découpe un morceau de feuille pour s'y enrouler et y compléter sa métamorphose en papillon adulte (Slingerland 1904, Johnson et Hammar 1912, Isaacs et al. 2012). La larve de tordeuse peut se nourrir de plusieurs variétés de raisins ayant différentes qualités nutritives. Les raisins rouges renferment environ deux fois plus de tanins que les blancs (Waterhouse et Walzem 1998). La qualité nutritionnelle du raisin dépend aussi de sa maturité : ses sucres et ses tanins augmentent au cours de la saison, alors que son acidité diminue.

Les théories traitant de l'effet de la qualité nutritionnelle de l'hôte sur les insectes se fondent le plus souvent sur des études réalisées sur des insectes phytophages se nourrissant de feuilles (Feeny 1976, Rhoades et Cates 1976, Karowe 1989, Bernays 1981, Scriber et Slansky 1981, Slansky et Rodriguez 1987, Bernays 1994, Awmack et Leather 2002, Barbehen et Constabel 2011). La majorité des études publiées sur les insectes frugivores concernent des espèces de la famille des Tephritidae, qui attaquent des fruits généralement pauvres en tanins (Aluja et Liedo 1993). L'originalité de notre recherche réside, entre autres choses, dans le fait que la ressource alimentaire des insectes étudiés est un fruit dont les concentrations en sucres et en tanins varient au cours de la saison jusqu'à atteindre des taux élevés.

Le système *Vitis vinifera-Paralobesia viteana* est idéal pour étudier l'effet des sucres et des composés phénoliques en même temps. La variation de la qualité nutritionnelle a aussi été évaluée sur le terrain en exposant des larves à quatre cépages différents (les mêmes cépages étaient utilisés lors de l'expérience de laboratoire). De même, cette variation de la qualité nutritionnelle de l'alimentation à laquelle les larves étaient soumises dans notre étude était aussi obtenue expérimentalement : il y avait quatre types de raisins (deux blancs et deux rouges) auxquels nous ajoutions ou non du glucose et de l'acide tannique. L'objectif principal est de mesurer la performance biologique de la tordeuse de la vigne en mesurant sa survie larvaire, le temps de développement larvaire et le poids de la pupe. Le sexe-ratio a aussi été déterminé en même temps afin de vérifier si la qualité nutritionnelle n'influence pas le ratio de 50% de mâles et de 50% de femelles trouvé normalement dans les populations d'insectes.

Ce modèle nous permet de faire les prédictions suivantes :

- 1) Les larves s'alimentant de raisins blancs (contenant moins de tanins) auront une meilleure performance biologique que ceux qui s'alimentent de raisins rouges (contenant plus de tanins).
- 2) L'ajout de tanins dans le régime « raisins blancs » augmentera le temps de développement et diminuera la masse des pupes, mais cet effet sera moindre que dans le cas d'une alimentation basée sur des raisins rouges et additionnée de tanins.
- 3) L'ajout de sucres dans le régime « raisins blancs » stimulera la croissance larvaire et augmentera la masse des larves de tordeuses plus que l'ajout de sucres dans le régime « raisins rouges ».
- 4) L'ajout simultané de tanins et de sucres aura un effet moindre car ces deux substances ont un effet opposé et ceci dans les deux sortes de régimes.

2. Matériel et méthode

2.1. Sites d'étude

L'expérience de terrain a été effectuée au vignoble de l'Orpailleur à Dunham (Qc) (45° 06' N, 72° 51'O). Les expériences de laboratoire ont été menées au Centre de recherche et de développement en horticulture d'Agriculture et Agroalimentaire Canada, à Saint-Jean-sur-Richelieu (Qc).

2.2. Élevage

Pour créer une colonie de tordeuses de la vigne, nous avons prélevé des raisins du vignoble de l'Orpailleur attaqués par la larve de tordeuse, et ce, pendant la première semaine du mois de septembre. Les raisins infestés étaient déposés sur des bacs en plastique contenant une couche de 1 cm de sable. Les larves formaient leur cocon en s'enroulant dans des carrés de pellicule plastique de 1 cm déposés au préalable sur le sable. Les pupes étaient ensuite transférées dans des cages d'éclosion d'adultes. Cette partie de l'élevage a été utilisée pour l'expérience de terrain. Pour mener à bien les

expériences de laboratoire, nous avons besoin d'une grande quantité de tordeuses ; nous avons donc commencé notre élevage en utilisant des pupes issues du laboratoire de Greg Loeb, du département d'entomologie de l'Université Cornell (Geneva, New York). Ces individus ont été utilisés dans toutes nos expériences de laboratoire.

Les cages d'émergence étaient maintenues à 26 ± 1 °C, avec 50 % d'humidité et une photopériode de 16 heures de lumière et de 8 heures d'obscurité. Les adultes étaient nourris avec une solution de miel et d'eau distillée 1 : 1. Pour créer un substrat favorable à l'oviposition des femelles, une grappe de raisins (cultivar Red Flame) était suspendue au plafond de la cage à l'aide d'un crochet et d'un fil de fer. Les grappes de raisins étaient préalablement lavées avec de l'eau savonneuse, puis trempées pendant 10 minutes dans une solution d'eau de javel à 0,1 % pour inhiber la croissance des moisissures, avant d'être rincées à l'eau du robinet et séchées. Les baies contenant des œufs étaient enlevées quotidiennement et mises pendant 3 jours (temps de l'éclosion de la larve) dans des boîtes en plastique dotées de trous d'aération, dans les conditions de croissance suivantes : 26 ± 1 °C ; 50 % d'humidité, et photopériode de 16 heures de jour et de 8 heures de nuit. Les larves nouvellement nées étaient transférées dans le milieu servant d'alimentation et soumises aux conditions de croissance mentionnées précédemment. Le temps de développement de la larve durait de 12 à 13 jours. Le substrat de pupaison de la larve était un morceau de pellicule plastique préalablement déposé sur la gélose alimentaire. Après 9-10 jours, les pupes étaient récoltées et placées dans les cages d'émergence. Le cycle de vie de la tordeuse de la vigne était de 28 jours environ.

2.3. Régime alimentaire des larves de *P. viteana*

La recette utilisée était composée de 200 g de raisins (cultivar Red Flame du commerce) frais et mûrs, de 40 g de fèves Pinto en poudre, de 68 g du mélange alimentaire préparé industriellement (Bio-Serv's # F9783) pour *Manduca sexta* (Lepidoptera : Sphingidae), de 10 g d'agar et de 400 ml d'eau (Annexe B, Nagarkatti 2000). Les raisins (sans rafle) étaient lavés, puis broyés avec les fèves Pinto et le mélange de *M. sexta*. L'agar servant à solidifier la nourriture était dilué dans de l'eau distillée et chauffé à 80 °C avant d'être intégré au reste (Annexe B). Cette préparation était ensuite répartie dans des contenants

en plastique refermables de 32 ml chacun. Un contenant suffisait au développement complet d'une larve. Comme la larve de tordeuse a obligatoirement besoin de raisin pour se développer, nous n'avions pas d'autre choix que d'intégrer du raisin dans son alimentation (vérifié par des tests personnels).

2.4. Évaluation de la qualité des cépages à l'étude : mesure des composés phénoliques totaux par la méthode de Folin Ciocalteu et mesure de l'indice Brix

Les phénols totaux ont été analysés avec le réactif de Folin-Ciocalteu selon la méthode de Singleton et Rossi (1965). Le réactif de cette méthode est un mélange d'acide phosphotungstique et d'acide phosphomolybdique qui, lors de l'oxydation des phénols, se réduit en un mélange de tungstène et de molybdène. La réaction produit une coloration bleue proportionnelle à la teneur en phénols totaux et capable d'être mesurée à 765 nm. L'extraction a été faite à partir de raisins cueillis au moment de la vendange, les mêmes que pour les tests de laboratoire (quand les taux de sucres et de tanins étaient au maximum). Les raisins ont été lavés avec de l'eau distillée et de l'alcool, puis broyés à l'aide d'un mélangeur (à haute performance). Nous avons prélevé 1 g de l'homogénat obtenu pour le suspendre dans 1 ml d'éthanol à 80 %. La suspension a ensuite été centrifugée à 10 000 g pendant 15 minutes. Le surnageant a été récupéré et mis de côté. Le culot a été resuspendu dans 2 ml d'éthanol et centrifugé à 10 000 g pendant 15 minutes. Le surnageant a été récupéré puis ajouté au premier (1ml + 2ml), et évaporé au speed-vac jusqu'à l'obtention d'un volume de 1 ml de solution. Nous avons ajouté 2 ml d'eau distillée à la solution de 1 ml, puis prélevé 100 µl auxquels nous avons ajouté 0,5 ml de réactif de Folin et 2,5 ml d'eau distillée. Nous avons attendu 8 minutes avant d'ajouter 2 ml de carbonate de sodium à 20 %. Au bout de 2 h, nous avons mesuré l'absorbance à 765 nm. Les concentrations ont été calculées à partir de l'équation de régression établie grâce à la courbe standard obtenue à l'aide d'une gamme d'étalonnage d'acide gallique.

Le taux de sucres solubles des quatre cépages à l'étude a été mesuré à l'aide d'un réfractomètre par le viticulteur du vignoble de l'Orpailleur lors de la vendange. L'indice

Brix obtenu est une mesure permettant d'estimer la concentration en sucres solubles par réfractométrie. Un degré Brix est équivalent à une concentration de 1 % de sucres solubles, donc 1 g par 100 ml de liquide.

2.5. Expériences sur le terrain

Les expériences ont été effectuées pendant les étés 2008 et 2009 dans une parcelle de 4 ha au vignoble de l'Orpailleur (Dunham, Québec), où plusieurs cultivars rustiques blancs et rouges sont cultivés. L'étude portait sur deux cultivars blancs, le Seyval blanc (SB) et le Vidal (V), et sur deux cultivars rouges, le Maréchal Foch (MF) et le Seyval noir (SN). Les cépages utilisés dans ces expériences ont été choisis pour leur rusticité et leur grande abondance dans les vignobles québécois. L'expérience a débuté le 15 août 2008 et 2009, au moment de l'apparition de la deuxième génération de larves de tordeuses. Contrairement aux larves de la première génération, qui se nourrissent de bourgeons, les larves de deuxième génération se nourrissent de baies. Les raisins étaient infestés selon la méthode modifiée de Fermaud et al. (1996). Nous avons apporté les changements suivants à cette méthode pour l'adapter à nos besoins : au laboratoire, nous retirions les œufs pondus sur le raisin en découpant et en soulevant la peau du fruit autour des œufs. Celle-ci était ensuite déposée sur une gélose d'agar à 6 % afin d'éviter la dessiccation des œufs.

Cette méthode nous permettait de conserver les œufs le temps de les transporter du laboratoire au champ. Sur le terrain, les œufs qui se trouvaient sur la cuticule étaient collés sur les grappes de raisins à l'aide d'un peu de vaseline. L'utilisation de la méthode modifiée de Fermaud nous permettait de contrôler l'infestation, le nombre d'œufs déposés, ainsi que le moment et le site de l'expérience. Dans la parcelle, nous avons choisi au hasard cinq plants de chaque cultivar (MF, SB, SN et V), desquels nous avons sélectionné deux grappes de raisins de taille et de forme similaires. Afin que les grappes sélectionnées soient exemptes d'une infestation naturelle par des tordeuses et d'autres insectes, elles ont été lessivées avec de l'alcool à 70 % et de l'eau, puis protégées par un manchon de mousseline. L'infestation consistait à déposer cinq œufs répartis uniformément sur une grappe de raisins. La larve pouvait entrer dans la baie et s'y

nourrir. Pour offrir un substrat de pupaison aux larves, nous avons attaché sur les grappes plusieurs bandes de 5 cm sur 10 cm de pellicule plastique.

2.6. Mesure de la performance biologique de l'expérience de terrain

Après l'infestation, les larves étaient laissées dans des conditions naturelles jusqu'au stade de pupa. Une semaine après l'infestation, les pupes étaient quotidiennement prélevées. Une fois ramenées au laboratoire, elles étaient pesées, et le temps de croissance (du moment de l'infestation jusqu'à l'apparition de la pupa) et de survie larvaire (nombre d'œufs déposés – nombre de pupes) était mesuré. Le sexe des pupes a été déterminé par l'observation du dernier segment abdominal, les mâles possédant un segment de plus que les femelles et étant plus petits (Annexe C).

2.7. Expérience de laboratoire

L'expérience consistait à déposer une larve de stade 1 dans un contenant alimentaire comprenant l'un des cépages (Maréchal Foch, Seyval blanc, Seyval noir ou Vidal), avec ou sans 5 % de glucose et avec ou sans 0,5 % d'acide tannique (du volume total de la préparation alimentaire). Afin d'utiliser des raisins mûrs ayant le plus haut taux de sucres et de tanins de la saison et le moins d'acidité possible, nous avons cueilli les raisins une journée avant la vendange à la mi-septembre en 2009. Nous avons choisi la concentration de 5 % de glucose en fonction d'une étude antérieure sur la tordeuse à bandes obliques (*Choristoneura rosaceana* Harris) (Lepidoptera : Tortricidae) (Dauphinais 1998), et la concentration de 0,5 % d'acide tannique en fonction de l'étude de Karowe (1989). Karowe a montré qu'un ajout de 0,5 % d'acide tannique augmentait le temps de croissance larvaire de la livrée des forêts *Malacosoma disstria* (Lepidoptera : Lasiocampidae).

Notre expérience comportait 16 traitements (16 régimes différents), et chacun de ceux-ci avait 40 réplicats répartis sur quatre semaines (Annexe D). À la fin de l'expérience, nous avons dénombré 640 larves au total, tout traitement confondu. Les paramètres suivants ont été mesurés : la survie larvaire (de la larve néonate à la pupaison), le temps de

développement larvaire (de la larve néonate à la pupaison), le poids frais de la pupes et le sexe-ratio des pupes.

3. Analyses statistiques

3.1. Expérience de terrain

Le pourcentage de survie et le sexe-ratio ont été analysés par un test de χ^2 avec un seuil de signification de $p = 0,05$. Le poids des pupes et le temps de développement larvaire ont été étudiés à l'aide d'une ANOVA (analyse de variance) à deux facteurs : le cépage (MF, SB ou SN ; le Vidal a été exclu de l'analyse, car la survie larvaire est nulle sur ce cépage) et la saison (celle-ci a été considérée comme un facteur aléatoire parce que le nombre d'individus variait en fonction de la saison). Toutes les analyses ont été menées en tenant compte du sexe, sauf dans le cas de la survie, car le sexe était déterminé au stade de pupes. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel JMP (SAS Institute) version 7.0.

3.2. Expérience de laboratoire

Dans notre étude, il y a deux niveaux de comparaison. Le premier, qualifie les différences entre les cépages, où ces derniers sont comparés entre eux afin de répondre à nos prédictions initiales. L'autre niveau de comparaison est de comparer à l'intérieur d'un même cépage les variations intra-cépage : on compare le cépage seul (soit le témoin) avec les cépages additionnés d'un supplément.

Le pourcentage de survie et le sexe-ratio étaient analysés par un test de χ^2 avec un seuil de signification de $p = 0,05$. Le temps de développement et le poids des pupes ont été étudiés à l'aide d'une ANOVA à trois facteurs : cépage (*4), glucose (avec/sans) et acide tannique (avec/sans). Au besoin, l'ANOVA était suivie de tests *post hoc* de Tukey quand il y avait plus de deux niveaux de variables (4 cépages). Alternativement, un test de Student était utilisé quand il y avait deux niveaux de variables (présence ou absence de glucose ou d'acide tannique). Dans analyse, la semaine était considérée comme un facteur aléatoire, car le nombre d'individus à l'essai variait hebdomadairement. Toutes

les analyses étaient effectuées en tenant compte du sexe, sauf dans le cas de la survie (le sexe n'étant déterminé qu'au stade de pupe). Les analyses statistiques ont été menées à l'aide du logiciel JMP (SAS Institute) version 7.0.

Dans le cas d'une interaction triple significative, nous avons analysé l'effet de chaque facteur séparément. Par exemple, il y avait une interaction triple cépage*glucose*acide tannique qui affectait la survie de façon significative ; nous avons analysé l'effet du cépage, puis celui du glucose, puis celui de l'acide tannique. En fait, nous avons considéré les facteurs glucose et acide tannique séparément plutôt qu'une seule variable à 4 niveaux. Cette approche a été préférée à l'approche 2×2 car cette dernière néglige de mesurer l'interaction entre les 2 facteurs. De plus, la variance induite dans le calcul biaise les résultats dans une mesure qu'il est impossible de quantifier.

4. Résultats

4.1. Analyse des phénols totaux et mesure de l'indice du brix des 4 cépages

La quantité de composés phénoliques varie en fonction du cépage. Le cépage Maréchal Foch (740 mg d'équivalent d'acide gallique par g de poids frais) contient plus de composés phénoliques que les trois autres cépages (Tableau 2.1 a).

La quantité de sucres solubles varie en fonction du cépage. Le cépage Vidal contenait plus de sucres (Brix : 18,35) que les trois autres cépages, et ce, au cours des deux années 2008 et 2009 (Tableau 2.1 b).

Tableau 2.1 a : Teneur en composés phénoliques totaux mesurés sur quatre cépages par la méthode Folin-Ciocalteu

Cépages Teneurs	Rouges		Blancs	
	Maréchal Foch	Seyval noir	Vidal	Seyval Blanc
Composés polyphénoliques (mg d'équivalents acide gallique/g P.F)	740 ± 0,03a*	370 ± 0,03b	230 ± 0,02c	210 ± 0,02c

Teneur en composés phénoliques : MF > SN > V = SB. *Horizontalement, une lettre différente accolée aux résultats signifie une différence significative (le test réalisé est un test de Tukey à $\alpha=5\%$).

Tableau 2.1 b : Quantité de sucres (Brix) mesurés sur quatre cépages par réfractométrie au moment de la vendange par le viticulteur de l'Orpailleur (données rapportées).

Cépages Brix	Rouges		Blancs	
	Maréchal Foch	Seyval noir	Vidal	Seyval blanc
2008	18,7	17	21	18,3
2009	17,8	17	18,7	18,4
Moyenne des 2 années*	18,25	17	19,85	18,35

1 Brix = 1g de sucres solubles/100ml

*Dans les expériences de laboratoire, nous avons utilisé un mélange à parts égales des raisins issus de 2008 et 2009.

4.2. Analyse de la survie

4.2.1. Survie larvaire expérience de terrain

Au cours des deux années, la survie larvaire variait significativement selon les cépages ($p = 0,0001$; Tableau 2.2). La survie des larves issues du Maréchal Foch et du Seyval noir était significativement supérieure à celle des pupes issues du Seyval blanc et du Vidal. Le Vidal ne permettait pas la survie des larves (Figure 2.1).

4.2.2. Survie larvaire au laboratoire

Nous avons observé un effet significatif du cépage ($p < 0,0001$; Tableau 2.3), ainsi qu'une interaction entre le cépage, le glucose et l'acide tannique ($p = 0,002$; Tableau 2.3). La survie larvaire 'Vidal' était deux fois moins grande que celle des trois autres cépages (Figure 2.2 A). Par contre, elle augmentait de 14,6 % lorsque nous ajoutions de l'acide tannique seulement et de 22,4 % lorsque nous ajoutions de l'acide tannique et du glucose (Figures 2.2 B et D). L'acide tannique diminuait de 43 % la survie des larves issues du Seyval noir (Figure 2.2 B). Quant à l'ajout de glucose, il diminuait de 37,2 % la survie des larves 'Seyval noir' et de 7,3 % celles du Vidal (Figure 2.2 C). Dans le cas de l'intégration simultanée de glucose et d'acide tannique dans l'alimentation, il n'y avait plus de différences de survie larvaire entre les cépages : la survie des larves 'Vidal' devenait comparable à celle des autres cépages (Figure 2.2 D, Annexe G et H).

Tableau 2.2 : Analyse de χ^2 mesurant l'effet du cépage et de la saison sur la survie des individus *P. viteana*.

Source	Degré(s) de liberté	χ^2	P > χ^2
Saison	1	-0,001	.
Cépages	3	49,68	<0,0001
Saison*cépage	3	8,71	0,033

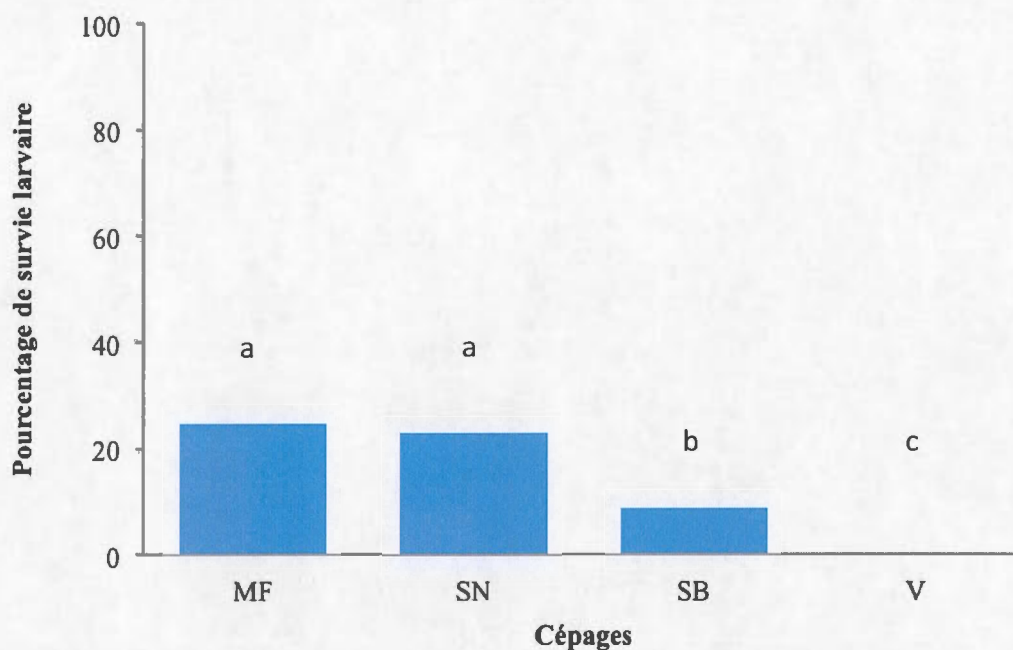


Figure 2.1 : Pourcentage de survie larvaire des individus *P. viteana* en fonction du cépage au cours des années 2008 et 2009. Les abréviations MF, SB, SN et V renvoient respectivement aux cépages Maréchal Foch, Seyval blanc, Seyval noir et Vidal. Des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre la survie des pupes selon le cépage, d'après un test de χ^2 ($\alpha = 0,05$).

Tableau 2.3 : Analyse de χ^2 mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur la survie des larves *P. viteana*.

Source	Degré de liberté	χ^2	P > χ^2
Cépages	3	37,04	<0,0001
Glucose	1	0,03	0,856
Cépage*glucose	3	1,44	0,696
Acide tannique	1	1,21	0,272
Cépage*acide tannique	3	16,62	0,001
Glucose*acide tannique	1	3,98	0,046
Cépage*glucose*acide tannique	3	14,43	0,002

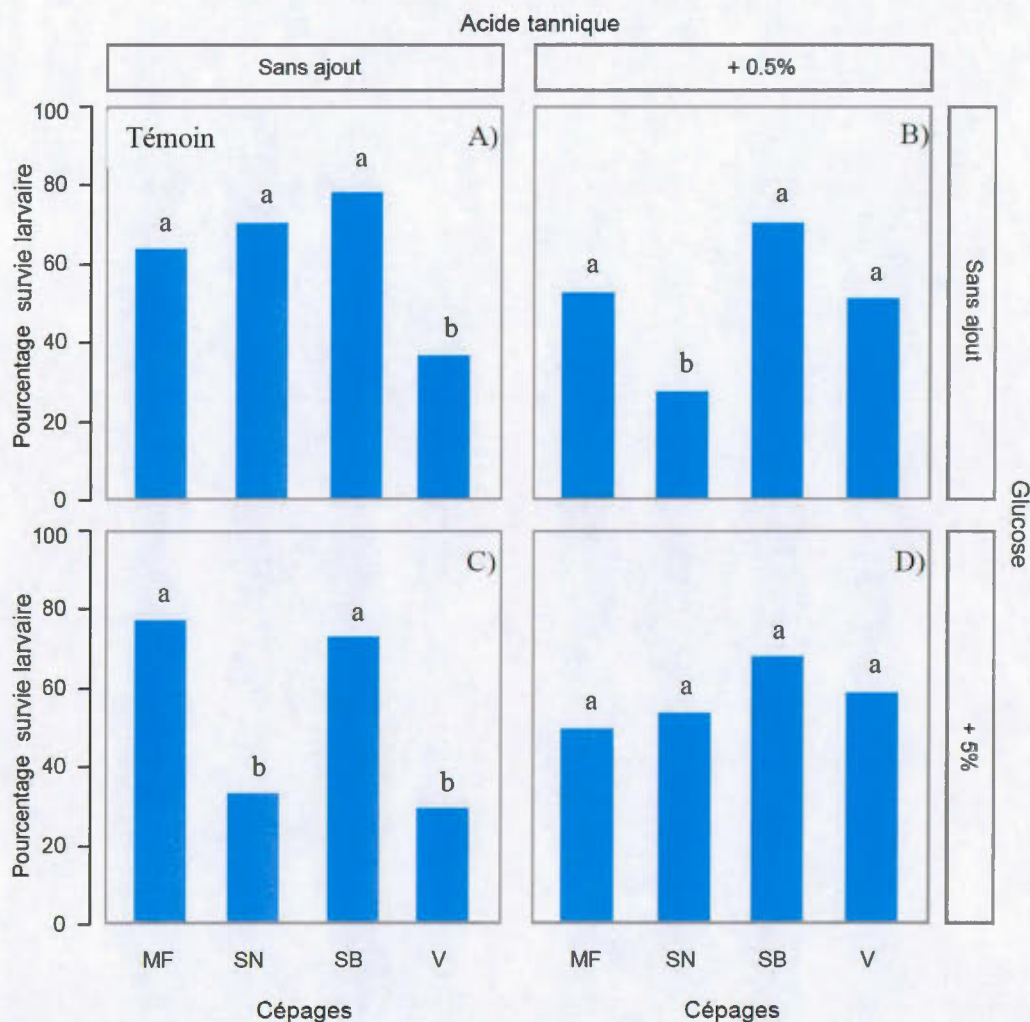


Figure 2.2 A, B, C et D : Pourcentage de survie larvaire des individus *P. viteana* en fonction des cépages et des combinaisons d'acide tannique et de glucose. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre la survie des pupes selon un test de χ^2 ($\alpha = 0,05$). Ce graphique représente une comparaison intercépage de la survie larvaire. En complément les interactions non représentées sur ce graphique se retrouvent en Annexe G sous forme de tableau.

4.3. Analyse du sexe-ratio

Aucun effet significatif du sexe-ratio n'a été décelé dans les populations étudiées sur le terrain. Nous avons observé un effet significatif du glucose ($p = 0,02$, $\chi^2 = 5,381$; Tableau 2.4), ainsi qu'une interaction entre le cépage, le glucose et l'acide tannique ($p = 0,045$, $\chi^2 = 8,055$; Tableau 2.4).

À la suite de l'ajout d'acide tannique, nous avons relevé une différence significative de la proportion de mâles et de femelles ayant grandi dans un milieu à base de Seyval noir : le nombre de mâles était significativement plus faible (SN : $\chi^2 = 3,857$, $p = 0,049$, Figure 2.3 C). Après l'ajout de glucose, nous avons observé une différence significative du sexe-ratio des pupes issues du Maréchal Foch et du Vidal : la proportion de mâles était significativement plus grande (MF : $\chi^2 = 4,651$; $p = 0,0301$; V : $\chi^2 = 4,8$; $p = 0,0284$, Figure 2.3 B). Lorsque le milieu Seyval noir était additionné d'acide tannique et de glucose, le nombre de mâles augmentait significativement ($\chi^2 = 3,985$, $p = 0,045$, Figure 2.3 D, Annexe G).

Tableau 2.4 : Analyse de χ^2 mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur le sexe-ratio des individus *P. viteana*.

Source	Degrés de liberté	χ^2	P > χ^2
Cépages	3	0,595	0,898
Glucose	1	5,381	0,020
Cépages * Glucose	3	3,520	0,318
Acide tannique	1	1,314	0,252
Cépages * Acide tannique	3	0,157	0,984
Glucose * Acide tannique	1	0,181	0,671
Cépages * Glucose * Acide tannique	3	8,055	0,045

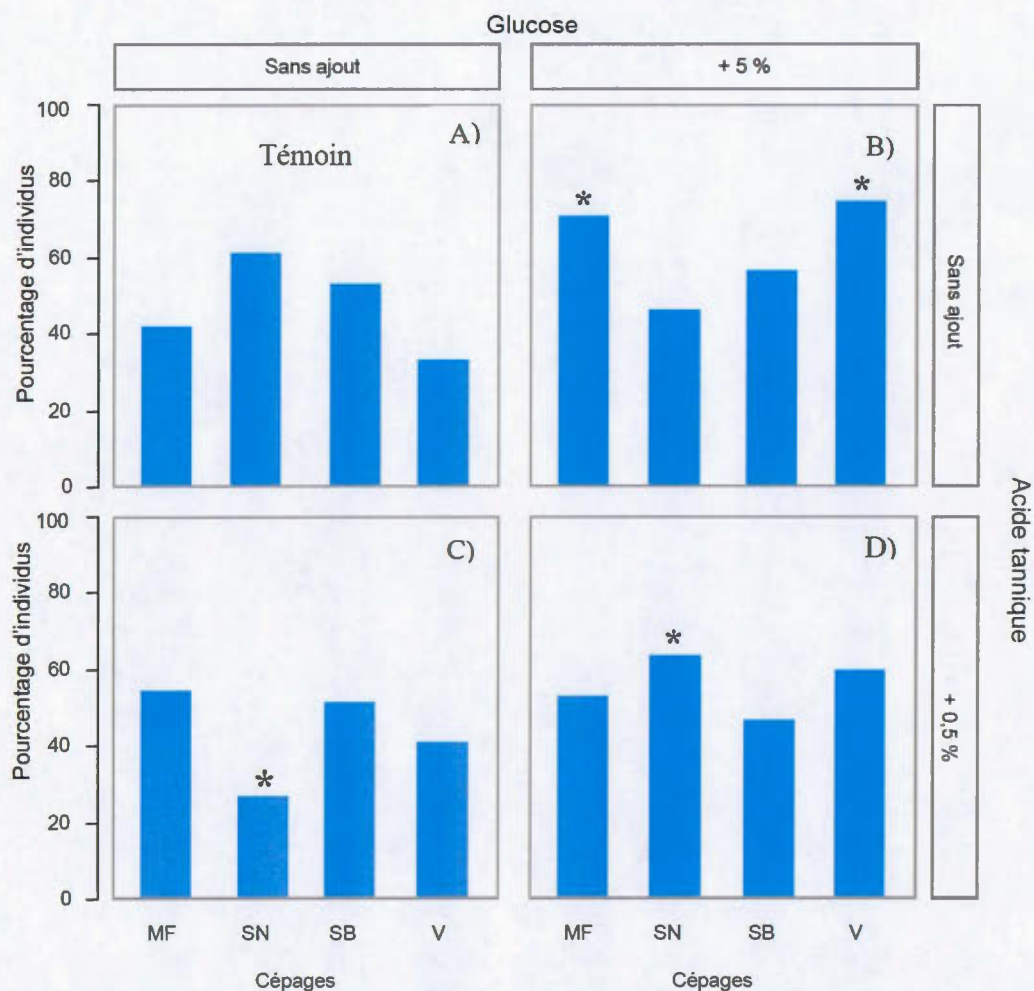


Figure 2.3 A, B, C et D : Pourcentage d'individus mâles *Paralobesia viteana* en fonction des cépages et des combinaisons présence/absence d'acide tannique et de glucose. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (S) et le Vidal (V). L'astérisque sur les histogrammes représente une déviation significative de la valeur 50% de mâles et 50% de femelles, obtenue par un test de χ^2 à $\alpha = 0,05$. Ce graphique représente une comparaison intercépage du sexe-ratio. En complément les interactions non représentées sur ce graphique se retrouvent en Annexe G sous forme de tableau.

4.4. Analyse du temps de développement

4.4.1. Temps de développement des pupes de l'expérience de terrain

Le temps de développement larvaire des populations étudiées sur le terrain ne présentait pas de différences significatives (Tableau 2.5).

Tableau 2.5 : Analyse de variance mesurant l'effet du cépage sur le temps de développement larvaire et le poids des pupes de *P. viteana* femelles et mâles.

Sexe	Source	Degré de liberté	F	P > F
<i>A) Temps de développement des larves</i>				
Femelles	Cépages	2	0,56	0,687
Mâles	Cépages	2	0,38	0,754
<i>B) Poids des pupes</i>				
Femelles	Cépages	2	0,08	0,929
Mâles	Cépages	2	0,14	0,883

Note : Le degré de liberté des cépages est de 2, car l'analyse a été faite sur les trois cépages ayant un taux de survie supérieur à 0.

4.4.2. Temps de développement des larves de l'expérience de laboratoire

L'analyse a été réalisée par sexe, car le temps de développement des mâles (16,71 jours) et des femelles (17,24 jours) était significativement différent ($p = 0,028$; Tableau 2.6). Le temps de développement des mâles variait significativement en fonction des cépages ($p = 0,013$, Tableau 2.7) et de l'acide tannique ($p = 0,031$; Tableau 2.7). Chez les femelles, on observait aussi une différence significative selon les cépages ($p = 0,009$; Tableau 2.7), une interaction entre les cépages et l'acide tannique ($p = 0,025$; Tableau 2.7), et une interaction triple entre les cépages, le glucose et l'acide tannique ($p = 0,003$; Tableau 2.7).

Le temps de développement sur le Vidal était plus long que sur les trois autres cépages : il était de 18,4 jours chez les mâles et de 19,2 jours chez les femelles (Figures 2.4, 2.5 et 2.6 A). L'acide tannique a eu un effet significatif sur le temps de développement des pupes mâles : lors de son ajout, nous observions une diminution du temps de l'ordre de 0,8 jour.

Chez les femelles, l'ajout de glucose ou d'acide tannique ou des deux à la fois n'entraînait pas de différences entre les cépages (cépages ayant subi le même traitement) (Figures 2.6 B, C et D ; Annexe G et H). L'ajout simultané de glucose et d'acide tannique réduisait significativement de 2 jours le temps de développement des pupes femelles 'Vidal' (Figures 2.6 A et D ; Annexe G et H).

Tableau 2.6 : Analyse de variance multifactorielle mesurant l'effet du cépage, du glucose, de l'acide tannique et du sexe sur le temps de développement des larves mâles et femelles *P. viteana*.

Source	Degrés de liberté	F	P > F
Cépages	3	11,36	<0,0001
Glucose	1	2,33	0,127
Cépages * glucose	3	0,60	0,615
Acide tannique	1	4,11	0,043
Cépages * acide tannique	3	4,34	0,005
Glucose * acide tannique	1	4,39	0,037
Cépages * glucose * acide tannique	3	1,50	0,213
Sexe	1	4,88	0,028
Cépages * sexe	3	3,10	0,027
Glucose * sexe	1	0,45	0,502
Cépages * glucose * sexe	3	1,24	0,293
Acide tannique * sexe	1	5,80	0,016
Cépages * acide tannique * sexe	3	3,46	0,016
Glucose * acide tannique * sexe	1	0,61	0,434
Cépages * glucose * acide tannique * sexe	3	0,45	0,720

Tableau 2.7 : Analyse de variance à trois facteurs mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur le temps de développement des larves *P. viteana* mâles (A) et femelles (B).

Source	Degré de liberté	F	P > F
<i>A) Mâles</i>			
Cépages	3	4,97	0,013
Glucose	1	4,47	0,077
Cépages * glucose	3	2,03	0,153
Acide tannique	1	7,59	0,031
Cépages * acide tannique	3	19,39	0,165
Glucose * acide tannique	1	3,55	0,118
Cépages * glucose *acide tannique	3	0,79	0,558
<i>B) Femelles</i>			
Cépages	3	5,58	0,009
Glucose	1	1,15	0,315
Cépages * glucose	3	0,31	0,815
Acide tannique	1	0,03	0,874
Cépages * acide tannique	3	4,58	0,025
Glucose * acide tannique	1	0,84	0,401
Cépages * glucose *acide tannique	3	5,18	0,003

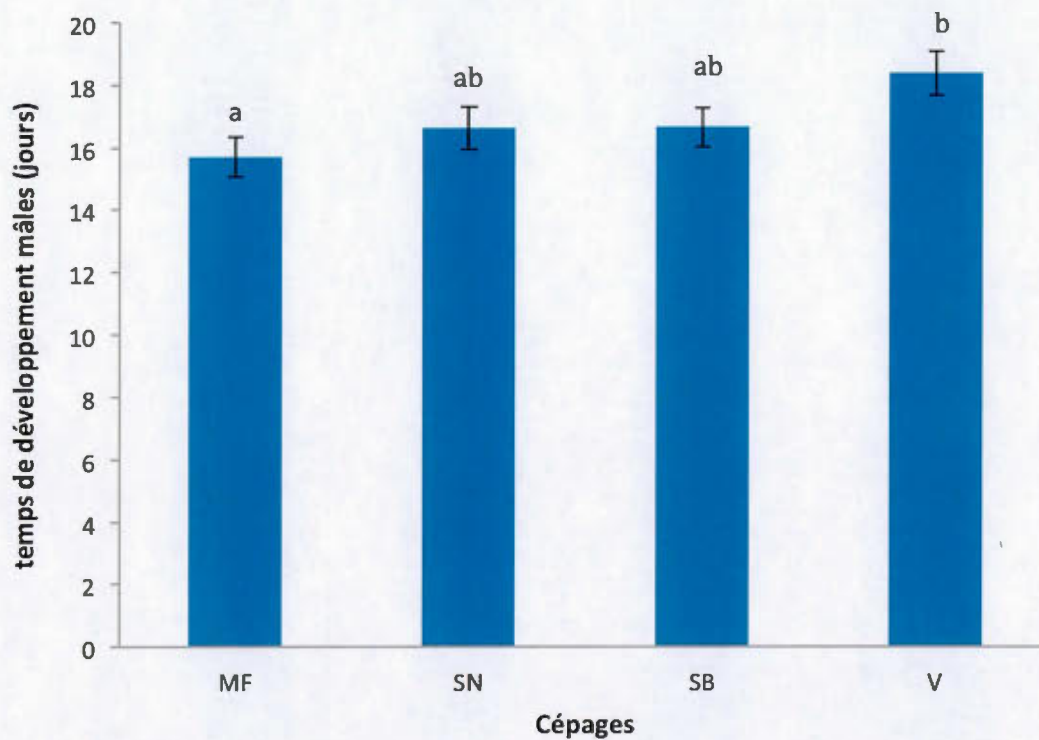


Figure 2.4 : Temps de développement moyen (jours) des larves *P. viteana* mâles en fonction des cépages. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les erreurs types.

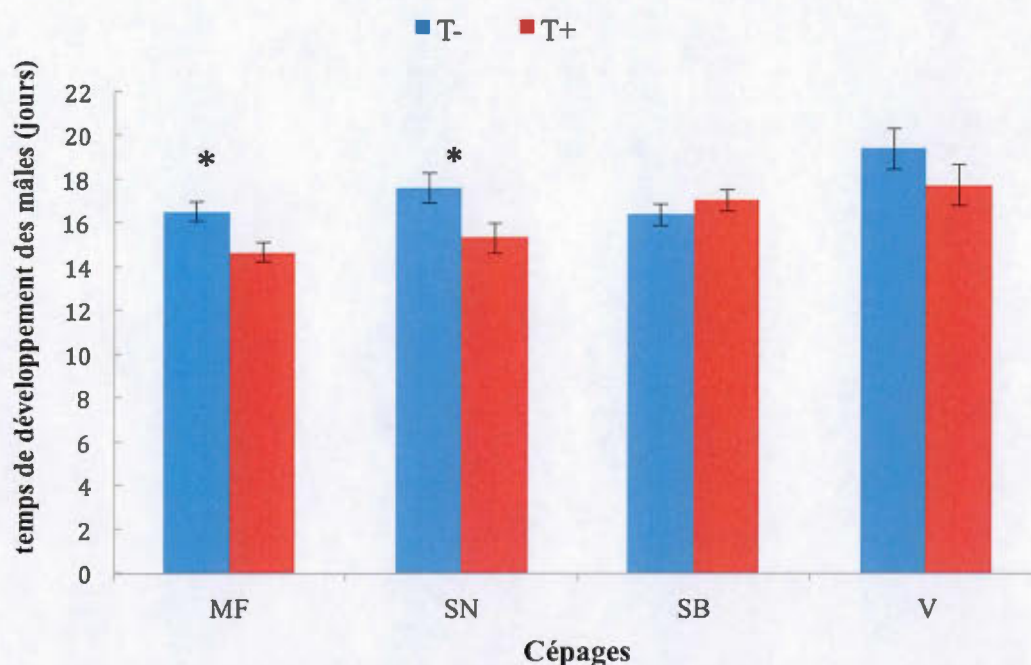


Figure 2.5: Temps de développement moyen (jours) des larves *P. viteana* mâles en fonction des cépages et des combinaisons d'acide tannique. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). T- (en bleu) : sans tannins et T+ (en rouge) : avec tannins. À chaque combinaison de traitements, la présence d'un astérisque au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves avec et sans acide tannique selon un test de student ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écart-types.

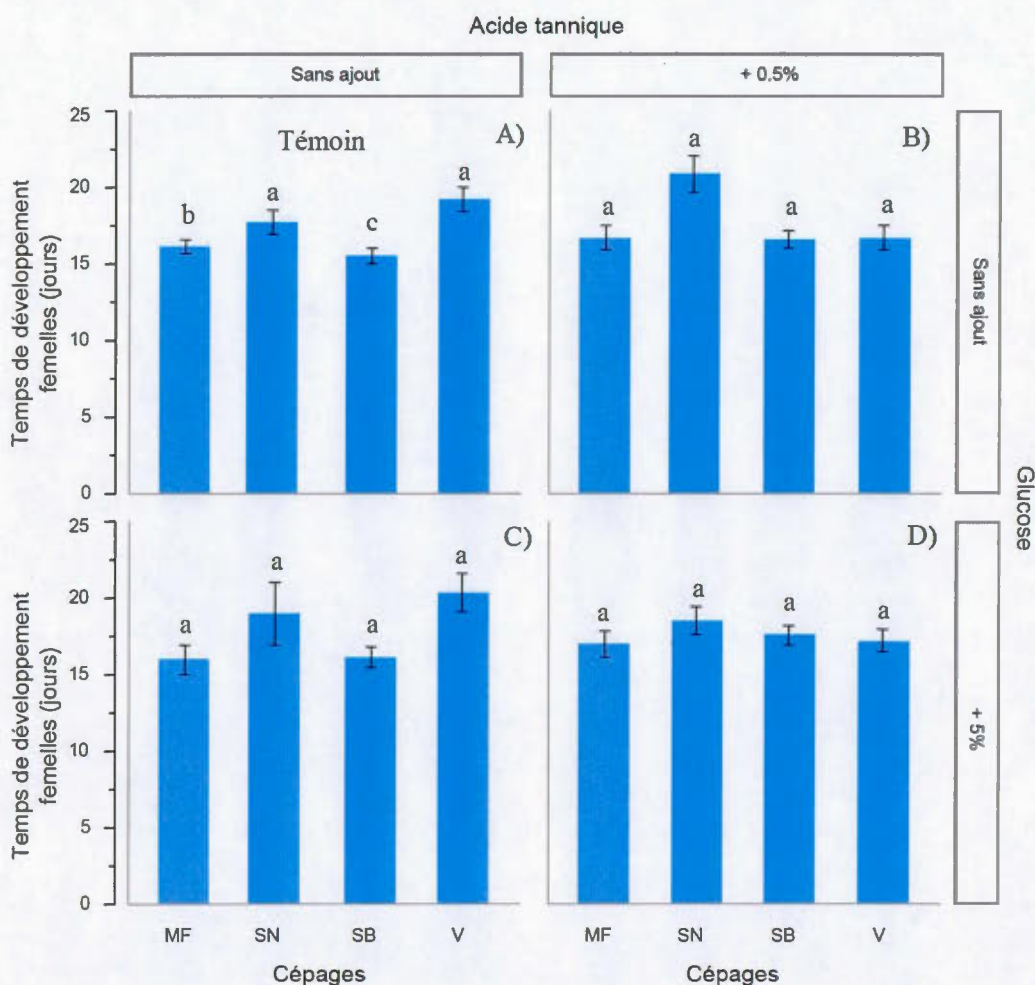


Figure 2.6 A, B, C et D : Temps de développement moyen (jours) des larves *P. viteana* femelles en fonction des cépages et des combinaisons d'acide tannique et de glucose. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écarts-types. Ce graphique représente une comparaison intercépage du temps de développement larvaire. En complément les interactions non représentées sur ce graphique se retrouvent en Annexe G sous forme de tableau.

4.5. Analyse du poids

4.5.1. Poids des pupes issues de l'expérience de terrain

Le poids larvaire des populations étudiées sur le terrain ne présentait pas de différences significatives (Tableau 2.5).

4.5.2. Poids des pupes issues de l'expérience de laboratoire

L'analyse a été réalisée par sexe, car le poids des pupes mâles et femelles variait significativement ($p < 0,0001$; Tableau 2.8). Les mâles pesaient en moyenne 7,01 mg, et les femelles, 8,22 mg. Le poids des mâles variait de façon significative en fonction des cépages ($p = 0,002$; Tableau 2.9) et de l'acide tannique ($p = 0,047$; Tableau 2.9), alors que chez les femelles on observait une différence significative selon le cépage uniquement ($p = 0,015$; Tableau 2.9).

Le poids des pupes mâles et femelles issues du Vidal était significativement plus faible que celui des pupes élevées dans les milieux contenant les autres cépages (Figures 2.7 et 2.9). Lorsque nous intégrions de l'acide tannique dans l'alimentation, le poids des pupes mâles du Vidal augmentait significativement : il passait de 6,87 à 7,18 mg. L'ajout d'acide tannique dans l'alimentation Vidal suscitait une augmentation de 1,65 mg du poids des pupes femelles (Figure 2.8).

Tableau 2.8 : Analyse de variance multifactorielle mesurant l'effet du cépage, du glucose, de l'acide tannique et du sexe sur le poids des pupes mâles et femelles *P. viteana*.

Source	Degré de liberté	F	P > F
	3	15,77	<0,0001
Cépages			
Glucose	1	0,08	0,773
Cépages * glucose	3	1,50	0,214
Acide tannique	1	12,75	0,0004
Cépages * acide tannique	3	8,39	<0,0001
Glucose * acide tannique	1	4,05	0,045
Cépages * glucose*acide tannique	3	0,22	0,882
Sexe	1	101,68	<0,0001
Cépages * sexe	3	0,48	0,697
Glucose * sexe	1	1,65	0,199
Cépages * glucose * sexe	3	0,92	0,430
Acide tannique * sexe	1	0,06	0,815
Cépages * acide tannique * sexe	3	0,72	0,544
Glucose * acide tannique * sexe	1	0,59	0,443
Cépages* glucose* acide tannique* sexe	3	0,33	0,804

Tableau 2.9 : Analyse de variance à trois facteurs mesurant l'effet du cépage, du glucose et de l'acide tannique sur le poids des pupes *P. viteana* mâles (A) et femelles (B).

Source	Degré de liberté	F	P > F
<i>A) Mâles</i>			
Cépages	3	11,05	0,002
Glucose	1	0,92	0,375
Cépages * glucose	3	2,36	0,112
Acide tannique	1	5,69	0,047
Cépages * acide tannique	3	1,65	0,220
Glucose * acide tannique	1	0,85	0,384
Cépages * glucose *acide tannique	3	0,32	0,810
<i>B) Femelles</i>			
Cépages	3	4,41	0,015
Glucose	1	0,02	0,914
Cépages * glucose	3	0,27	0,842
Acide tannique	1	2,55	0,135
Cépages * acide tannique	3	3,44	0,070
Glucose * acide tannique	1	2,16	0,143
Cépages *glucose *acide tannique	3	0,13	0,940

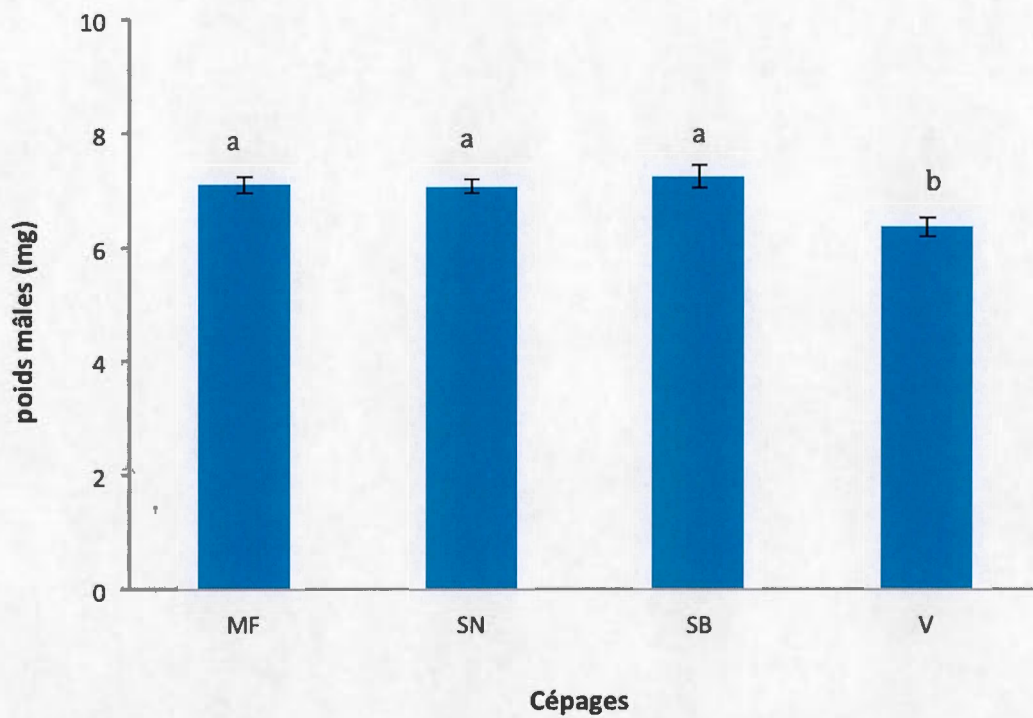


Figure 2.7 : Poids moyen (mg) des pupes *P. viteana* mâles en fonction des cépages. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écart-types.

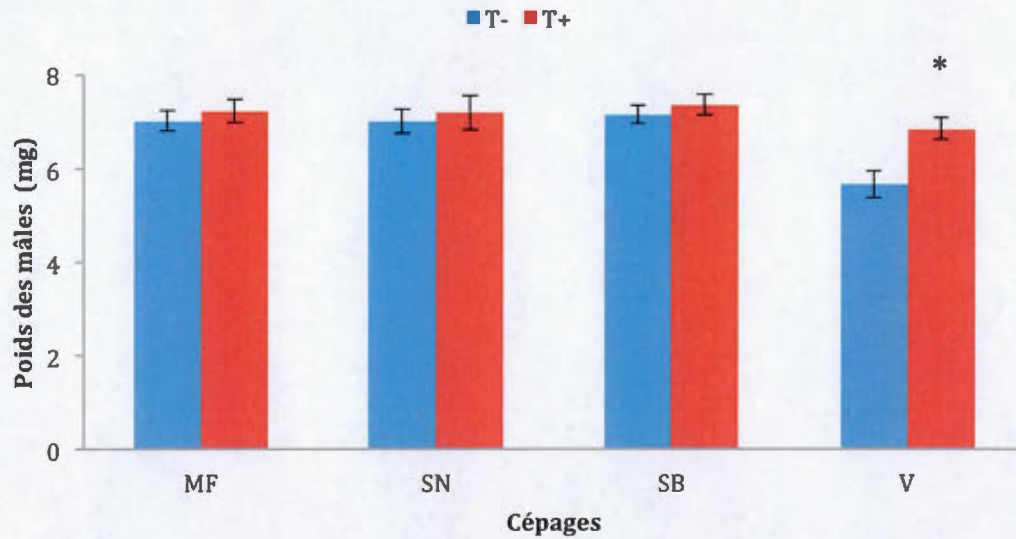


Figure 2.8 : Poids moyen (mg) des pupes *P. viteana* mâles en fonction des cépages et de l'acide tannique. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). T- : sans tannins et T+ : avec tannins. À chaque combinaison de traitements, la présence d'un astérisque au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves selon un test de student ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écart-types.

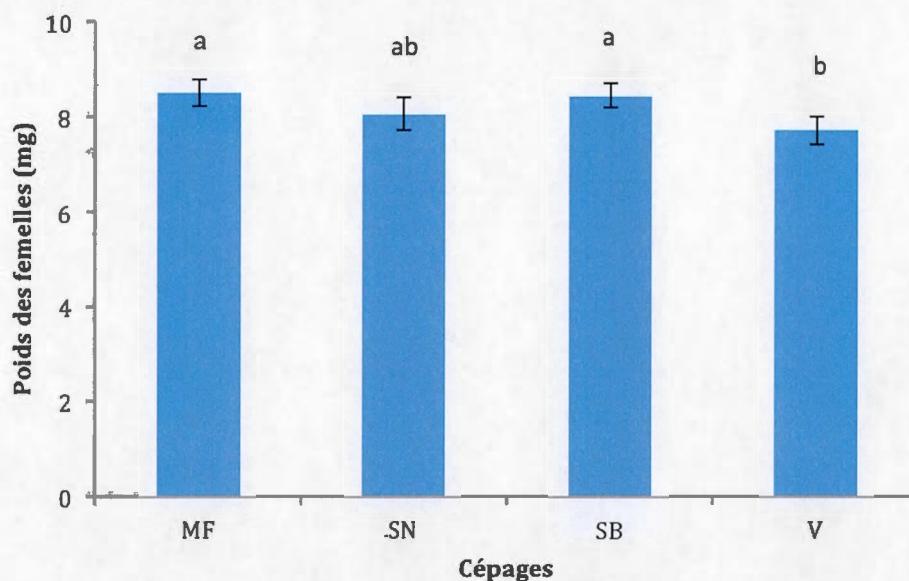


Figure 2.9 : Poids moyen (mg) des pupes *P. viteana* femelles en fonction des cépages. Les cépages étaient le Maréchal Foch (MF), le Seyval blanc (SB), le Seyval noir (SN) et le Vidal (V). À chaque combinaison de traitements, des lettres différentes au-dessus des histogrammes indiquent des différences significatives entre le temps de développement moyen des larves selon un test de Tukey ($\alpha = 0,05$). Les barres sur les histogrammes représentent les écart-types.

5. Discussion

La larve de tordeuse a besoin que du raisin soit intégré dans son régime alimentaire (nos différents essais sans raisin ont été infructueux) ; voilà pourquoi les recettes utilisées dans nos tests de laboratoire en contenaient toujours. L'idéal aurait été de pouvoir élever la larve dans un milieu dépourvu de raisin afin de comparer les éléments ajoutés aux régimes de base (dont on connaît la composition exacte). Par contre, nous pouvons comparer les cépages entre eux ; c'est pour cette raison que nous avons conservé, tout au long des expériences, le même profil alimentaire, soit 4 mêmes cépages auxquels nous ajoutons des éléments censés influencer les paramètres de performance biologique mesurés.

5.1. Effet des cépages

La performance biologique de la larve de tordeuse, soit sa survie, son temps de développement et le poids de sa pupa, varie en fonction du cépage utilisé. Le cépage entraînant la meilleure performance de l'insecte est le Maréchal Foch, alors que celui qui cause la plus mauvaise performance biologique est le Vidal. Le Maréchal Foch est un cépage rouge qui, selon nos mesures, contient plus de phénols totaux que les trois autres cépages (Tableau 2.1a). Les résultats que nous avons obtenus en laboratoire concordent avec ceux que nous avons observés sur le terrain.

Le Vidal renfermait moins de tanins que le Maréchal Foch et le Seyval noir au moment de nos expériences. C'est un cépage qui atteint la maturité plus tardivement que les autres dans la nature ; or, à la récolte de nos cépages, son stade de développement était moins avancé que celui des autres. Cela signifie que la chimie du raisin était à un stade relativement différent de celui des autres cépages ayant atteint la maturité de vendange.

En outre, le Vidal possède un grain à la cuticule assez épaisse, ce qui pourrait constituer une barrière à la pénétration de la larve dans le raisin au moment des essais sur le terrain. Nous aurions pu creuser un trou dans le raisin afin d'aider les larves à pénétrer dans celui-ci et éliminer ainsi la barrière physique constituée par la peau, mais les résultats se seraient éloignés de ce qui se produit dans la nature.

Les cépages utilisés en viticulture au Québec ont des caractéristiques qui diffèrent entre eux ; la chimie du raisin est influencée par ces différences (Pedneault et al. 2013). Par exemple, la sorte et la quantité de composés polyphénoliques contenus dans une baie varient en fonction du cépage (Pedneault et al. 2013). La présence de flavonoïdes peut affecter négativement le comportement alimentaire et reproducteur des herbivores (Simmonds 2001, 2003, Salunke et al. 2005). Toutefois, dans notre étude, les différences entre les effets des cépages rouges et des cépages blancs ne sont pas aussi marquées que nos prédictions. Notre première prédiction, qui est que les larves élevées sur du raisin blanc (Vidal ou SB) auront une meilleure performance biologique que les larves issues de raisin rouge (MF et SN), doit être rejetée au vu des résultats obtenus. Sur le terrain, les cépages rouges se sont même révélés de meilleurs substrats pour le développement larvaire (Figure 2.1). Cela ne concorde pas avec de nombreuses recherches indiquant que la quantité de tanins contenus dans les feuilles de différentes plantes suffit à affecter différents paramètres de performance biologique de lépidoptères phytophages à un stade larvaire. Nos résultats montrent, entre autres choses, que la présence et la quantité de tanins ne sont pas le seul critère déterminant et qu'il faut tenir compte de l'ensemble des composés polyphénoliques et de la nature de la partie de plante consommée (baie versus feuille). Notre étude nous renseigne sur la quantité totale de polyphénols contenue dans le raisin mûr, alors qu'une méthode plus précise de détermination de la nature et de la quantité des composés polyphénoliques nous permettrait d'explorer des voies plus fines concernant l'effet de ces derniers sur la performance biologique des larves de tordeuse.

Par ailleurs, les cépages influent sur le succès reproducteur de la tordeuse de la vigne européenne (Moreau et al. 2007). Ainsi, la fécondité, la taille des œufs et le taux d'éclosion dépendent de la nature du cépage. Certains cépages peuvent être favorables aux femelles et défavorables aux mâles ; par exemple, les femelles élevées sur du 'Gamay' (cépage européen) ont un haut taux de fécondité et de fertilité, alors que l'effet inverse est observé dans la fertilité des mâles (Moreau et al. 2007). Ces résultats suggèrent que les besoins nutritionnels des deux sexes diffèrent, probablement en raison de besoins différents liés à la reproduction (Moreau et al. 2007). Quand on aborde des questions d'influence de la qualité de la plante hôte sur la performance de l'insecte, il est donc primordial de tenir compte des sexes. Dans notre étude, cependant, la nature du

donc primordial de tenir compte des sexes. Dans notre étude, cependant, la nature du cépage n'exerce pas d'influence sur un aspect particulier de la reproduction, le sexe-ratio des pupes.

5.2. Effet du glucose seul

Le glucose est un sucre libre que l'on trouve naturellement dans le raisin. Il est considéré comme un phagostimulant et a un effet positif sur la performance de certains insectes, comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Albert et al. 1982). L'ajout de sucre au régime alimentaire de la larve devrait amener celle-ci à se nourrir davantage ; par conséquent, on devrait observer une diminution du temps de développement larvaire et un grossissement des pupes. Dans notre étude, l'ajout de glucose n'a pas tous les effets escomptés. Le glucose seul n'a pas eu d'effet significatif sur le poids et le temps de développement des deux sexes. La survie des larves n'est pas non plus affectée par l'ajout de glucose. En somme, le glucose seul n'a pas eu l'effet favorable attendu sur la performance de l'insecte.

Des études ont montré que le sucre affecte parfois négativement la performance des insectes. Douglas et al. (2006) ont conclu que les pucerons avaient des seuils limites (inférieurs et supérieurs) d'absorption des sucres. Selon leur étude, la concentration de sucres permettant une meilleure osmorégulation et une meilleure alimentation est celle qui se trouve naturellement dans le phloème des plantes. Par ailleurs, dans notre étude sur un lépidoptère, l'ajout de 5 % de glucose au régime alimentaire des insectes élevés sur du Seyval noir et du Vidal n'a pas été bénéfique à la survie de leurs larves, ce qui est intéressant à noter dans la mesure où nos quatre cépages ont au départ plus ou moins la même concentration Brix (Tableau 2.1 b) et que seul le cépage Vidal non additionné de glucose (soit le témoin) favorise le moins la survie larvaire (Figure 2.2 et Annexe G). Cela laisse à penser que ce n'est pas seulement le taux de sucres présents dans le raisin qu'il faut prendre en considération. Ce serait une piste intéressante à explorer, d'autant plus que peu de chercheurs se sont penchés sur la question.

5.3. Effet de l'acide tannique seul

Les tanins, considérés comme des défenses naturelles de la plante, affectent souvent négativement la performance des insectes herbivores (Feeny 1976, Rhoades et Cates 1976, Rhoades 1985, Awmack et Leather 2002). Dans notre étude, nous devrions donc nous attendre à une augmentation du temps de développement larvaire et à une diminution de la survie larvaire, ainsi qu'à une diminution de la taille des pupes. Or, l'acide tannique seul a eu un effet positif sur le temps de développement larvaire et le poids des pupes mâles.

La survie larvaire 'Vidal' a augmenté (Figure 2.2 B) ; le temps de développement des mâles a diminué avec l'ajout d'acide tannique dans l'alimentation, et le poids des pupes mâles a augmenté. En somme, notre deuxième prédiction, à savoir que l'ajout d'acide tannique dans le régime 'cépage blanc' allongera le temps de développement larvaire et réduira le poids des pupes, mais que cela sera moins prononcé que dans le régime 'cépage rouge', au départ plus riche en tanins, doit être rejetée. Nos résultats montrent que l'ajout d'acide tannique peut favoriser la survie des individus sur certains milieu de croissance (et pas nécessairement dans ceux qui contiennent le moins de tanins). Il est intéressant de relever ici que la distinction raisin blanc (moins de tanins)/raisin rouge (plus de tanins) ne suffit pas à expliquer les différences observées et que la concentration de départ des tanins n'est pas le seul critère déterminant pour ce qui est de la survie larvaire. Par ailleurs, l'ajout de tanins réduit le temps de développement de la tordeuse, du moins chez les mâles des cépages rouges (MF et SN), et est donc bénéfique plutôt que nuisible, même dans le cas de cépages rouges, déjà riches au départ en tanins.

Ces résultats confirment la théorie sur les tanins selon laquelle les insectes qui se nourrissent de feuilles peuvent avoir leur performance biologique stimulée par la présence de tanins hydrolysables comme l'acide tannique (Goldstein et Swain 1965, Bernays 1981, Raubenheimer et Simpson 1990). D'autres études allant dans le même sens montrent que, dans l'appareil digestif de la larve, les composés phénoliques s'hydrolysent en deux fractions : l'une phénolique, et l'autre glucidique. Le glucose relâché profiterait à l'insecte (Harborne 1976, Bernays 1981), ce qui donnerait à l'acide tannique un effet bénéfique et expliquerait son rôle favorable.

La réponse physiologique des insectes face aux tanins dépend de leur niveau d'adaptation aux composés polyphénoliques (Barbehenn et al 2003). Les insectes ne sont pas équipés physiologiquement de la même façon pour tolérer les tanins dans leur alimentation. L'enveloppe péritrophique de l'épithélium de l'intestin moyen de certains insectes herbivores serait imperméable aux tanins (Feeny 1970, Bernays et al. 1981, Barbehenn et Martin 1998). Ainsi, on peut distinguer des insectes dits adaptés aux tanins et d'autres qui ne le sont pas (Barbehen et Constabel 2011). Dans le cas des insectes « non adaptés » ou « sensibles », les tanins sont des répulsifs, alors que, dans celui des insectes « adaptés » ou « tolérants », les tanins sont des stimulants (Schultz 1989). Dans la nature, *P. viteana* se nourrit de raisins, riches en tanins, et ces derniers peuvent bénéficier à sa performance biologique, comme nous l'avons vu précédemment.

Close et Mc Arthur (2002) se posent des questions sur l'évolution des composés polyphénoliques en tant que défenses des plantes. Ils suggèrent une hypothèse alternative concernant le rôle de ces composés. Ils leur attribueraient un rôle protecteur contre la lumière. En effet, l'énergie lumineuse absorbée par les feuilles dépasse, généralement, la capacité de photosynthèse, ce qui exerce une pression oxydative sur la plante. Les composés polyphénoliques aideraient à contrer cette pression et seraient plus des agents antioxydants que des agents antiherbivores.

5.4. Effet combiné de l'ajout de glucose et d'acide tannique

Les aliments sont des mélanges complexes où l'effet d'un élément dépend des autres éléments (Simpson et Raubenheimer 2005). L'ajout simultané d'acide tannique et de glucose dans l'alimentation des larves de tordeuse a eu un effet positif sur la survie larvaire du régime Vidal et Seyval noir (Figure 2.2D) et sur le temps de développement des femelles du régime Vidal (Figure 2.6D), et a modifié le sexe-ratio en faveur des mâles chez le Seyval noir (Figure 2.3D). Des études montrent qu'en présence d'acide tannique, l'absorption des nutriments diminue quand le taux de protéine-glucides est déséquilibré dans le régime de *Locusta migratoria* (Simpson et Raubenheimer 2001).

L'effet d'interactions entre différents aliments ou composés alimentaires est souvent observé en nutrition (Davidson et Howarth 2007). Quand la larve de tordeuse mange le

raisin, elle ingère un ensemble de composés en interaction. Il faut donc tenir compte des interactions entre les composés (dont les sucres et les tanins), car ils peuvent agir ensemble. On peut alors observer des effets inattendus. Notre quatrième prédiction, selon laquelle l'ajout simultané de glucose et d'acide tannique aurait un effet neutre dans les deux régimes alimentaires, n'est pas vérifiée.

5.5. Effets, sur le sexe-ratio, de l'intégration de suppléments dans les régimes alimentaires

Le pourcentage de femelles dans le milieu contenant du Seyval noir additionné d'acide tannique passe de 38,7 % à 72,7 %, ce qui représente une augmentation de 34 points de pourcentage. L'acide tannique favorise donc les femelles dans ce cas. Au contraire, dans les milieux à base de Maréchal Foch ou de Vidal additionnés de glucose, le sexe-ratio est en faveur des mâles. Le pourcentage des mâles issus de ces milieux augmente respectivement de 28,9 points de pourcentage (il passe de 41,9 % à 70,8 %) et de 41,7 points de pourcentage (il passe de 33,3 % à 75 %). Enfin, dans le cas de l'ajout simultané de glucose et d'acide tannique dans un milieu à base de Seyval noir, le sexe-ratio est en faveur des mâles (63,6 % de mâles). Il ressort de cela que les nutriments peuvent affecter le sexe-ratio de *P. viteana*, mais il est difficile de généraliser nos observations et de tirer des conclusions nuancées, compte tenu de la variation de nos résultats en fonction du cépage et de la nature du ou des suppléments intégrés dans les régimes de nos insectes.

Une chose est sûre, le sexe-ratio est un facteur important dont il faut tenir compte dans les prédictions des populations de tordeuse de la vigne. Ses fluctuations peuvent servir d'indication de l'état de ces populations dans les vignobles. Une haute proportion de mâles peut indiquer que la population est en déclin, car son environnement n'est pas favorable ; inversement, une population avec plus de femelles serait en croissance, car son environnement serait plus favorable. Même si nous observons des changements du sexe-ratio dès la première génération, il serait intéressant d'observer le sexe-ratio sur plusieurs générations afin de prédire la démographie de la population.

5.6. Conclusion

Sur le terrain, aucun effet significatif n'a été décelé par les tests statistiques impliquant les variables sexe-ratio, temps de développement larvaire et poids de la pupa, ce qui ne nous permet pas de comparer les données entre le terrain et le laboratoire pour ces variables. Les populations de larves de tordeuses utilisées dans l'expérience de terrain provenaient d'une lignée maintenue en laboratoire. Or, les conditions de laboratoire sont constantes (température, humidité et photopériode) et optimales, alors que celles du milieu naturel changent constamment et sont plus extrêmes pour l'insecte : la température fluctue au cours de la journée, les nuits sont plus froides, le taux d'humidité ainsi que les conditions d'ensoleillement et de vent varient. Autant de facteurs qui peuvent perturber la survie et le développement de l'insecte provenant d'une lignée de laboratoire.

Le régime alimentaire des insectes constitue un facteur complexe, et nos résultats varient entre les cépages, mais ils ouvrent la porte à un approfondissement de la question. L'analyse de Folin-Ciocalteu nous renseigne sur la quantité totale des composés phénoliques. Une analyse chimique basée sur des techniques plus précises, telles que la chromatographie à phase liquide à haute performance, nous renseignerait sur la nature des composés polyphénoliques des cépages et permettrait d'établir avec exactitude où se situent les différences entre les cépages.

Il serait intéressant de pouvoir sexer la larve de tordeuse afin de relier la survie larvaire aux autres paramètres et de tirer ainsi plus d'informations sur les phénomènes étudiés. Les larves ont des besoins qui varient en fonction de leur développement ; ainsi, au dernier stade larvaire, les femelles doivent accumuler beaucoup d'énergie en vue de la reproduction (Telang et al. 2001). On pourrait donc effectuer des tests en tenant compte des stades larvaires.

CHAPITRE III

RELATION ENTRE LA TORDEUSE DE LA VIGNE, *PARALOBESIA VITEANA* ET LE CHAMPIGNON PHYTOPATHOGÈNE, *BOTRYTIS CINEREA*.

Les attaques de la larve de tordeuse sont des points d'entrées pour des vecteurs de maladies de la vigne, comme *Botrytis cinerea* (pourriture grise), un champignon phytopathogène attaquant les raisins et causant ainsi des pertes de rendement considérables. En Europe, une équipe de chercheurs (Mondy et al, 1998 a et b) a montré une interaction de nature mutualiste entre ce champignon et *Lobesia botrana* (Tortricidae) (homologue européen de *P. viteana*). De plus, au cours de nos visites sur le terrain, nous avons souvent observé la présence simultanée de larves de tordeuse et de pourriture grise provenant du champignon *B. cinerea*. Ces éléments nous conduisent à étudier la relation entre *P. viteana* et *B. cinerea*.

Le manuscrit du chapitre 3 sera soumis pour publication dans la revue scientifique *Phytopathology* sous le titre de «**Relationship between grape berry moth, *Paralobesia viteana* and a phytopathogenic fungus, *Botrytis cinerea***».

RÉSUMÉ

Dans ce chapitre, nous avons voulu démontrer l'existence d'une interaction positive entre *Paralobesia viteana* Clemens (Lepidoptera : Tortricidae) et un champignon phytopathogène, *Botrytis cinerea* (Ascomycetes). Ce dernier se retrouve souvent associé à la tordeuse dans les vignobles. Pour mettre en évidence une relation positive entre ces deux organismes, nous avons mesuré l'effet nutritionnel du champignon sur le développement larvaire (temps de développement et poids) et sur la mortalité de l'insecte. Pour cela, nous avons introduit 3 % (poids/poids) de mycélium de *B. cinerea* dans le régime des larves. Les larves femelles élevées sur du Vidal ont vu leur temps de développement moyen diminuer de 13,4 % par rapport au témoin. Quant aux pupes femelles élevées sur un milieu contenant du Vidal et du mycélium, elles ont vu leur poids moyen augmenter de 20,5 %. La réponse des pupes mâles est différente : sur le Seyval blanc additionné de mycélium, le poids des mâles a diminué de 12 %. On observe aussi une diminution de la mortalité des larves soumises au régime alimentaire contenant les cépages Maréchal Foch ou Vidal et du mycélium (respectivement de 15,5 et de 19,8 %). Il y a donc dans certains cas un effet favorable de *B. cinerea* sur le développement larvaire de *P. viteana*.

Mots clés : *Paralobesia viteana*, *Botrytis cinerea*, relation positive, performance biologique.

1. Introduction

La tordeuse de la vigne, *Paralobesia viteana* Clemens (Lepidoptera : Tortricidae), est un insecte ravageur de la vigne (Dennehy et al. 1990, Nagarkatti et al. 2002 a, b, Trimble et al. 2003, Isaacs et al. 2012 a et b). Sa distribution s'étend de l'est des États-Unis au sud-est du Canada (Johnson et Hammar 1912, Isaacs et al. 2012 b). Elle complète son cycle vital en deux ou trois générations par année, en fonction des conditions climatiques de la région (Biever et Hostetter 1989, Witzgall et al. 2000, Tobin et al. 2003). Il n'est pas rare de la trouver associée au champignon phytopathogène *Botrytis cinerea* (Deutéromycètes). Au Québec, la première génération de larves s'attaque aux boutons floraux de la vigne, alors que la génération suivante se nourrit de raisins, causant des lésions et permettant la transmission de maladies comme la pourriture grise, causée par *Botrytis cinerea*. Ce champignon apparaît sur les fruits, créant des pertes de rendement et diminuant la qualité du vin (Ribéreau-Gayon et al. 1980).

Les cas de relations bénéfiques entre un insecte et un champignon sont fréquents dans le monde des insectes. Les plus connues sont celles observées chez les fourmis champignonnistes (Whistler 1979). Chez la vigne, deux associations sont connues : l'une entre l'acarien mycophage *Orthotydeus lambi* (Baker) et le champignon phytopathogène *Uncinula necator* (Schwein) (English-Loeb et al. 2005), et l'autre entre le lépidoptère *Lobesia botrana* (Clemens) et le champignon *Botrytis cinerea* (Deutéromycètes) (Mondy et al. 1998 a). Il a été démontré que la larve *L. botrana* sert de vecteur au champignon *B. cinerea* (Fermaud et Le Menn 1992). Elle creuse des tunnels dans le raisin et inocule le champignon dans la plante (Fermaud et Le Menn 1989). Ces associations permettent aux insectes de se procurer les nutriments nécessaires à leur développement, et aux champignons d'assurer la transmission de leurs spores (Beaver 1989, Kok 1979).

L. botrana est l'homologue européen de *P. viteana*. Ces deux espèces ont longtemps été confondues en raison de leur ressemblance (Isaacs et al. 2012 a et b). Vu la proximité taxonomique de ces deux espèces et l'existence d'une relation mutualiste entre la larve *L. botrana* et le champignon *B. cinerea*, nous soulevons la possibilité d'une relation positive entre *P. viteana* et *B. cinerea*.

Par son comportement alimentaire, *P. viteana* crée des points d'entrée pour le champignon *B. cinerea*, l'aidant ainsi à s'installer au sein du fruit. Cela nous amène à poser la question suivante: existe-t-il entre *P. viteana* et *B. cinerea* une relation avantageuse pour cet insecte ? Si oui, la nature du cultivar (blanc ou rouge) influe-t-elle sur l'effet du champignon ? Nous formulons les prédictions ci-dessous :

- La performance de larves *P. viteana* issues de régimes alimentaires contenant le champignon *B. cinerea* sera meilleure que celle des larves dont l'alimentation est dépourvue de ce champignon.

Toujours en vue de comparer les raisins rouges (contenant plus de tanins, cf chapitre 2) et les blancs, nous ajoutons cette dernière hypothèse :

- La performance des larves *P. viteana* issues des cépages blancs et mises en présence de *B. cinerea* sera meilleure que celle des larves issues des cépages rouges et exposées à la présence de ce champignon.

2. Matériel et méthode

2.1. Régime alimentaire des larves de *P. viteana*

Nous avons élevé la tordeuse dans des milieux contenant 200 g de raisins (cultivar Red Flame) broyé et 40 g de fèves Pinto en poudre (composition en Annexe B). Ce milieu a été solidifié avec 8 % (poids/poids) d'agar dilué dans de l'eau distillée, puis chauffé à 80 °C. Le mélange a ensuite été réparti dans des contenants en plastique refermables de 15 ml chacun.

2.2. Conditions de croissance

Les cages d'éclosion et de reproduction étaient placées dans des chambres de croissance à une température de 26 ± 1 °C, avec 50 % d'humidité et une photopériode de 16 heures de lumière et de 8 heures d'obscurité. Les adultes étaient nourris avec une solution de miel et d'eau distillée 1 : 1. Afin de créer un endroit favorable à l'oviposition des femelles, une grappe de raisins (cultivar Red Flame) était suspendue au plafond de la cage à l'aide d'un crochet et d'un fil de fer. Les grappes de raisins étaient préalablement lavées avec de l'eau savonneuse, puis trempées pendant 10 minutes dans une solution d'eau de javel à 0,1 % pour inhiber la croissance des moisissures, avant d'être rincées à l'eau du robinet et séchées. Les baies contenant des œufs étaient enlevées quotidiennement et mises pendant 3 jours (temps de l'éclosion de la larve) dans des boîtes en plastique dotées de trous d'aération dans les conditions de croissance suivantes : 26 ± 1 °C, avec 50 % d'humidité et une photopériode de 16 heures de lumière et de 8 heures d'obscurité. Les larves nouvellement nées étaient transférées dans le régime d'alimentation et soumises aux conditions de croissance mentionnées plus haut. Les larves se transformaient en pupes sur un morceau de pellicule plastique préalablement déposé sur la gélose. Après 9-10 jours, les pupes étaient récoltées et placées dans des cages d'éclosion.

2.3. Conditions de culture de *Botrytis cinerea*

B. cinerea est une souche sauvage prélevée sur le terrain (ferme expérimentale du centre de recherche à Frelisburgh) par le laboratoire de phytopathologie de D^{re} Odile Carisse (Centre de recherche et de développement en horticulture d'Agriculture et Agroalimentaire Canada à Saint-Jean-sur-Richelieu) et maintenue sur gélose (PDA). Afin d'obtenir le mycélium pour nos expériences, nous avons cultivé le champignon dans un milieu liquide à base de pomme de terre et de dextrose (PDB) (Annexe E) sur un agitateur électrique à température ambiante. Une fois le milieu saturé de mycélium, celui-ci était filtré et lyophilisé à froid à l'aide d'un lyophilisateur. Une fois sec, le mycélium était réduit en poudre, puis intégré dans l'alimentation des larves de tordeuses.

2.4. Plan expérimental

Nous avons élevé des larves de stade 1 jusqu'au stade de pupes sur des milieux alimentaires contenant différents cépages de raisin (Maréchal Foch 'MF', Seyval noir 'SN', Seyval blanc 'SB' et Vidal 'V') avec un ajout de 3 % de mycélium de *B. cinerea* (au poids total de la préparation alimentaire) filtré et lyophilisé. Le groupe témoin était composé de larves ayant grandi sur les mêmes milieux alimentaires, mais sans mycélium. Les traitements étaient au nombre de 8 : il y avait 4 cépages (MF, SN, SB ou V) avec ou sans mycélium *B. cinerea*. Le nombre d'individus traités et de témoins de chaque bloc (semaine) était de 25 par cépage (Annexe F).

Les variables mesurées étaient le poids de la pupes, le temps de développement de la larve de stade 1 jusqu'au stade de pupes, et la mortalité larvaire. Le développement des larves correspond au moment de l'éclosion des œufs et se termine par la pupaison. Le développement des pupes débute au moment de la pupaison et se termine au moment de l'émergence du papillon. Le nombre de survivants était le nombre de larves ayant atteint le stade de pupes. Cette expérience a été effectuée au Centre de recherche et de développement en horticulture d'Agriculture et Agroalimentaire Canada à Saint-Jean-sur-Richelieu.

3. Analyse statistique

Le temps de développement larvaire et le poids des pupes ont été analysés à l'aide d'une ANOVA (analyse de variance) à trois facteurs : semaine (facteur aléatoire), quatre cépages (MF, SN, SB, V), botrytis (avec/sans). Quand nous observions un effet significatif, l'ANOVA était suivie d'un test *post hoc* de Tukey. Le sexe et la mortalité ont été analysés par un test de χ^2 avec un seuil de $p = 0,05$. Les moyennes des paramètres mesurés ont été calculées à partir d'un échantillon de 573 individus. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de la version 7.0 du logiciel JMP (SAS Institute).

4. Résultats : Effet de l'ajout de mycélium

4.1. Mortalité des larves

Le cépage a eu un effet significatif ($\chi^2 = 21,16$, $p = 0.0001$, Tableau 3.1). Nous avons aussi observé une interaction entre la semaine et le botrytis ($\chi^2 = 13,97$, $p = 0,029$, Tableau 3.1) et entre le cépage et le botrytis ($\chi^2 = 8,01$, $p = 0,046$, Tableau 3.1). La présence de botrytis a réduit la mortalité des larves : les larves élevées dans des milieux alimentaires contenant les cépages MF et V ont vu leur mortalité réduite respectivement de 15,5 % et de 19,8 % (Tableau 3.2).

Tableau 3.1 : Analyse de variance multifactorielle mesurant l'effet du cépage et de la présence de *B. cinerea* sur la mortalité des larves *P. viteana*.

Source	Degré de liberté	χ^2	P > χ^2
Semaine	6	7,79	0,254
Cépages	3	21,16	<,0001
Semaine * cépages	18	28,05	0,061
Présence de <i>B. cinerea</i>	1	0,001	0,973
Semaine * présence de <i>B. cinerea</i>	6	13,97	0,029
Cépages * présence de <i>B. cinerea</i>	3	8,01	0,046
Semaine *cépages *présence de <i>B. cinerea</i>	18	24,95	0,126

Tableau 3.2 : Effet du champignon *B. cinerea* sur la mortalité (%) larvaire de *P. viteana*.

Cépage	Mortalité %		χ^2 (probabilité)
	Sans mycélium (Témoin)	Avec mycélium	
MF	30,2	14,7 *	4,51 (p = 0,038)
SN	30	36,1	NS
SB	18,9	33,3	NS
V	55	35,2 *	4,75 (p = 0,029)

NS : non significatif; * : significatif $\alpha = 0,05$. La lecture des résultats se fait horizontalement.

4.2. Poids et temps de développement

• *A. Les femelles*

Nous avons comparé le poids des pupes et le temps de développement des larves femelles élevées dans des milieux alimentaires artificiels contenant ou non du mycélium de *B. cinerea*. L'analyse du poids des pupes montre un effet significatif du cépage ($p = 0,005$, Tableau 3.3) ainsi qu'une interaction significative entre le cépage et la présence de botrytis ($p = 0,041$, Tableau 3.3). L'analyse du temps de développement des larves femelles indique une interaction significative entre le cépage et la présence de botrytis ($p = 0,007$, Tableau 3.4). L'ajout de mycélium au milieu de croissance contenant du Vidal a un effet significatif sur le temps de développement larvaire et le poids des pupes (Tableaux 3.5 et 3.6). Les larves ayant grandi sur un milieu de croissance contenant du Vidal et du mycélium ont eu un temps de développement significativement plus court de 1,6 jour (Tableau 3.6) et ont donné des pupes femelles plus lourdes de 1,4 mg (Tableau 3.5).

• *B. Les mâles*

La comparaison du poids des pupes mâles témoins et celui des pupes mâles exposées à du mycélium a montré un effet significatif du cépage ($p = 0.002$, Tableau 3.3), et une interaction entre le cépage et le botrytis ($p = 0.018$, Tableau 3.3). Nous n'avons relevé aucune différence significative entre les temps de développement des larves mâles (Tableau 3.4). L'ajout de mycélium aux milieux de croissance contenant du Seyval blanc a significativement diminué le poids moyen des pupes mâles de 0,9 mg (Tableau 3.5).

Tableau 3.3 : Analyse de variance à deux facteurs mesurant l'effet du cépage et de la présence de *B. cinerea* sur le poids des pupes *P. viteana* femelles (A) et mâles (B).

Source	Degré de liberté	F	P > F
<i>A) Femelles</i>			
Cépages	3	6,174	0,005
Présence de <i>B. cinerea</i>	1	1,003	0,354
Cépages * Présence de <i>B. cinerea</i>	3	3,401	0,041
<i>B) Mâles</i>			
Cépages	3	6,522	0,002
Présence de <i>B. cinerea</i>	1	1,038	0,346
Cépages* Présence de <i>B. cinerea</i>	3	4,411	0,018

Tableau 3.4 : Analyse de variance à deux facteurs mesurant l'effet du cépage et de la présence de *B. cinerea* sur le temps de développement des larves *P. viteana* femelles (A) et mâles (B).

Source	Degré de liberté	F	P > F
<i>A) Femelles</i>			
Cépages	3	2,316	0,104
Présence de <i>B. cinerea</i>	1	6,540	0,050
Cépages * Présence de <i>B. cinerea</i>	3	5,743	0,007
<i>B) Mâles</i>			
Cépages	3	1,669	0,211
Présence de <i>B. cinerea</i>	1	0,215	0,659
Cépages * Présence de <i>B. cinerea</i>	3	0,782	0,518

Tableau 3.5 : Effet de *B. cinerea* sur le poids (mg) moyen des pupes *P. viteana* femelles (A) et mâles (B).

Cépage	Poids (mg) ± ET		Signification (test de Fischer)
	Sans mycélium (Témoin)	Avec mycélium	
A) Femelles			
MF	8,7 ± 0,3	8,3 ± 0,2	NS
SN	8,4 ± 0,3	8,0 ± 0,2	NS
SB	8,6 ± 0,3	7,6 ± 0,3	NS
V	6,6 ± 0,4	8,0 ± 0,3 *	0,0143
B) Mâles			
MF	7,3 ± 0,2	6,4 ± 0,2	NS
SN	7,0 ± 0,3	6,8 ± 0,2	NS
SB	7,3 ± 0,2	6,4 ± 0,2 *	0,008
V	5,3 ± 0,5	6,2 ± 0,3	NS

NS : non significatif ; * : significatif $\alpha = 0,05$; ET : écart type. La lecture des résultats se fait horizontalement.

Tableau 3.6 : Effet de *B. cinerea* sur le temps de développement (jours) moyen des larves *P. viteana* femelles (A) et mâles (B), analysé par un test de Fischer.

Cépage	Temps de développement (jours) ± ET		Signification (test de Fischer)
	Sans mycélium (Témoin)	Avec mycélium	
<i>A) Femelles</i>			
MF	16,4 ± 0,4	16,5 ± 0,3	NS
SN	17,7 ± 0,8	16,1 ± 0,5	NS
SB	15,5 ± 0,5	17,5 ± 0,3 *	0,003
V	19,4 ± 0,8	16,8 ± 0,4 *	0,004
<i>B) Mâles</i>			
MF	16,1 ± 0,8	17,2 ± 0,4	NS
SN	16,6 ± 0,8	16,0 ± 0,5	NS
SB	15,8 ± 0,7	17,2 ± 0,6	NS
V	18,3 ± 1,3	17,6 ± 0,6	NS

NS : non significatif ; * : significatif $\alpha = 0,05$; ET : écart type. La lecture des résultats se fait horizontalement.

5. Résultats : Cépages rouges versus cépages blancs

5.1. Mortalité des larves

Nous avons comparé la mortalité des larves issues des milieux contenant soit un cépage blanc, soit un cépage rouge (les deux milieux contenaient du mycélium). La mortalité des larves issues des cépages rouges (27 %) était significativement plus basse que celle des pupes issues des cépages blancs (36,1 % ; $p = 0,046$; $\chi^2 = 3,983$; Tableau 3.7).

5.2. Poids et temps de développement

Il n'y avait pas de différence du poids des pupes entre les cépages rouges et les cépages blancs. Le temps de développement des larves issues des cépages rouges était significativement plus court de 0,9 jour ($p = 0,033$; Tableau 3.8) que celui des larves issues des cépages blancs. On n'observe aucune différence significative chez les mâles soumis aux différents traitements.

Tableau 3.7 : Effet du champignon *B. cinerea* sur la mortalité (%) larvaire de *P. viteana* en fonction de la nature du cépage (rouge ou blanc).

Pourcentage (%) de mortalité		
Cépage	Sans mycélium (Témoin)	Avec mycélium
Rouge	25	27
Blanc	29	36,1 *
χ^2 (probabilité)	NS	3,983 (p = 0,046)

* : significatif $\alpha = 0,05$; NS : non significatif. La lecture des résultats se fait verticalement.

Tableau 3.8 : Effet du champignon *B. cinerea* sur le temps de développement (jours) moyen des larves *P. viteana* en fonction de la nature du cépage (rouge ou blanc), analysé par un test de Fischer.

Couleur du cépage	Temps de développement (jours) \pm ET	
	Femelles	Mâles
Rouge avec mycélium	16,3 \pm 0,3	16,6 \pm 0,4
Blanc avec mycélium	17,2 \pm 0,3	17,4 \pm 0,3
Signification (test de Fischer)	0,033	NS

* : significatif $\alpha = 0,05$, NS : non significatif; ET : écart type. La lecture des résultats se fait verticalement.

6. Discussion

Si nous regroupons les cépages en fonction de leur couleur (les rouges ensemble, et les blancs ensemble), une tendance générale s'observe : l'ajout de mycélium de *B. cinerea* bénéficie plus aux larves de *P. viteana* élevées sur les cépages rouges, et ce, sur les plans de la survie et du développement larvaires : la mortalité des larves issues des cépages rouges est plus basse de 9,1 points de pourcentage que celle des larves issues des cépages blancs, tous sexes confondus, et le temps de développement des larves qui sont issues des cépages rouges et qui deviendront des pupes femelles est plus court de 0,88 jour que celui des larves qui sont issues des cépages blancs et qui deviendront des pupes femelles. Or, un temps de développement raccourci est bénéfique pour les individus et se traduit par une diminution du temps d'exposition aux attaques de prédateurs (Weseloh et Andreadis 1982).

Cependant, ce résultat masque le fait que c'est un cépage blanc, le Vidal, qui, additionné de champignon, aide le plus la performance biologique de la tordeuse telle que mesurée selon trois paramètres : la mortalité larvaire, le développement larvaire et le poids des pupes. Dans le cas du deuxième cépage blanc, le Seyval blanc, enrichi de mycélium, nous observons au contraire une réduction du poids des pupes mâles et un allongement du temps de développement larvaire des femelles. Plus généralement, hormis dans le cas du Vidal, l'addition de mycélium affecte tantôt positivement, tantôt négativement la performance biologique du lépidoptère.

En ce qui a trait à la mortalité larvaire, l'ajout de champignon bénéficie de façon significative aux larves des milieux Maréchal Foch (cépage rouge) et Vidal (cépage blanc) : ainsi, la mortalité larvaire diminue respectivement de 15,5 et de 19,8 points de pourcentage. Les larves élevées dans un milieu à base de Vidal dépourvu de supplément sont les plus touchées par la mortalité ; l'ajout de mycélium diminue cette mortalité larvaire (Tableau 3.2).

En ce qui a trait au temps de développement larvaire, l'effet du botrytis est le plus flagrant sur les femelles issues du Vidal : l'ajout de mycélium dans leur alimentation

décroît le temps de développement des larves de 15,5 %. Par contre, il accroît le temps de développement des larves femelles élevées sur l'autre cépage blanc, le Seyval blanc.

Par ailleurs, la présence de botrytis entraîne une augmentation du poids des pupes femelles Vidal de 20,5 %, mais n'a aucun effet sur les mâles exposés à ce cépage, ni sur les pupes mâles ou femelles issues des autres cépages (à part sur les mâles ayant grandi sur du Seyval blanc, qui sont négativement affectés par la présence du champignon). Des études indiquent que la taille des lépidoptères adultes est proportionnelle à leur fécondité (Tanaka 1981, Karlsson 1987) : en favorisant l'augmentation du poids des pupes de la tordeuse, le champignon améliorerait leur fécondité.

On ne peut donc généraliser les effets bénéfiques du champignon sur tous les traitements expérimentaux. Il est fort probable qu'il y ait des effets synergiques entre les différents composés du mycélium ou des cépages. Un mycélium de champignon est un organisme complexe et contient plusieurs sortes de vitamines et de stérols. Une analyse chimique de la composition du mycélium pourrait nous informer sur la nature exacte des molécules apportées à la chenille.

B. cinerea pourrait constituer une source alimentaire pour les larves de lépidoptères (Beaver 1989, Berryman 1989). Beaucoup de régimes d'élevage d'insectes intègrent, d'ailleurs, des levures dans leurs recettes alimentaires afin d'enrichir le milieu en vitamines. Les champignons constituent une source de stérols et de vitamines nécessaire au développement des insectes (French et Roeper 1973, Quilan et Cherrett 1978).

Les insectes ne sont pas capables de synthétiser les stérols et doivent se les procurer d'une source exogène. Les stérols servent, notamment, à la fabrication du cholestérol nécessaire au développement et à la reproduction des insectes (Clark et Bloch 1959, Noda et Koizumi 2003). Le cholestérol entre dans la composition des membranes cellulaires et est aussi un précurseur d'hormones, dont l'ecdysone (Nobuo et al. 1993), qui sert à la métamorphose des lépidoptères (Svoboda et al. 1991). Mondy et Corio-Costet (2000) ont analysé les stérols contenus dans le mycélium de *B. cinerea* et ont trouvé un patron complexe. Le stérol majoritaire est l'ergostérol (85,2 %) suivi de cinq autres stérols : l'épistérol (4,4 %), le lichelstérol (4 %), le methylcholest-5,22-dien (3,9 %),

l'ergostatetraenol (2,1 %) et le fecosterol (0,4 %). Le *B. cinerea* constitue donc une source non négligeable de stérols pour les insectes. En contrepartie, ceux-ci serviraient de vecteurs aux champignons : par leur comportement alimentaire, ils représenteraient un mode de transmission fiable. Bien sûr, le mycélium lui-même est riche en nutriments, et il apporte une source non négligeable de protéines et de sucres à la larve de tordeuse. Le glucose est le sucre le plus abondant dans le mycélium, mais de l'arabinose, du xylose, du galactose et du mannose y sont aussi présents (Cantu et al 2009).

Il a été montré dans des études menées par l'équipe de Mondy et Corio-Costet que le *B. cinerea* produit des stérols nécessaires au développement de la tordeuse européenne. La tordeuse américaine ne semble pas bénéficier de la même façon du champignon dans la mesure où notre étude ne montre pas d'effet favorable tranché. En effet, le mycélium réduit la mortalité larvaire sur deux cépages, un blanc (V) et un rouge (MF). Il augmente le poids des pupes femelles sur le Vidal mais il réduit le poids des pupes mâles sur le Seyval blanc. Il diminue le temps de développement des larves qui deviendront des femelles sur le Vidal, mais il augmente le temps de développement des femelles sur le Seyval blanc. Finalement, il n'a pas d'effet significatif sur les mâles. En bref, le mycélium de *B. cinerea* contenu dans le régime alimentaire de *P. viteana* n'améliore que certains paramètres de la performance biologique de la tordeuse et ce que sur certains cépages.

Ce travail a révélé tout de même une voie à explorer dans la relation entre ce champignon phytopathogène et cet insecte phytophage. Si cette relation est de nature positive pour les deux organismes, alors le comportement alimentaire de la tordeuse favoriserait l'installation du champignon dans le raisin, et le champignon comblerait certains besoins alimentaires de la tordeuse, notamment en stérols nécessaires au développement larvaire (Nobuo et al. 1993).

Il serait intéressant de suivre la mortalité des individus à chaque stade du développement larvaire afin de savoir plus précisément à quel moment les apports nutritionnels interviennent : les stades larvaires sont différents les uns des autres et requièrent des nutriments particuliers.

Afin d'approfondir l'étude de l'effet du botrytis sur la performance biologique de la tordeuse, on pourrait envisager, au cours de futures expériences, de mesurer la production d'ovocytes des femelles, ce qui nous donnerait une estimation de la valeur sélective (fitness) de la tordeuse.

L'alimentation de la larve est importante, car elle détermine la taille et la fécondité de beaucoup d'insectes, en particulier des lépidoptères, l'adulte étant incapable d'assimiler de la nourriture solide. Les œufs produits par les adultes dépendent surtout de la qualité de l'alimentation au stade larvaire ; il serait donc important de mesurer les effets d'une relation positive entre le champignon et le lépidoptère à la deuxième génération de tordeuses. L'association entre ces deux organismes est très dommageable pour les vignobles, car ce sont d'importants ravageurs de la vigne. Il est donc nécessaire de comprendre la dynamique relationnelle entre l'herbivore *P. viteana* et le phytopathogène *B. cinerea*. La larve agissant probablement comme vecteur, les pratiques sanitaires visant à limiter les infections du champignon devraient inclure un contrôle de la tordeuse.

Enfin, les effets variés des différents cépages peuvent entraîner une sélection des choix de ponte de la femelle : celle-ci préférera les cépages susceptibles d'être attaqués par *B. cinerea* afin d'en recevoir les bénéfices (Tasin et al. 2012). Le choix des cépages par les vignerons devrait donc tenir compte de ces paramètres.

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude nous a permis de mesurer l'effet de la qualité nutritionnelle de la plante hôte *V. vinifera* en modifiant la composition du régime alimentaire de la tordeuse de la vigne *P. viteana*. En mesurant plusieurs paramètres de performance biologique, soit la survie et le développement larvaires, le poids de la pupa ainsi que le sexe-ratio, nous avons évalué l'effet de la nutrition sur la tordeuse de la vigne.

Le chapitre 2 traite des effets de la qualité nutritive de cépages rouges et blancs —dont la concentration en tanins varie naturellement—, sur la performance biologique de *P. viteana* sur le terrain et au laboratoire. Les résultats ont mis en relief des différences reliées à la nature des cépages. En effet, les cépages permettant une meilleure performance biologique des larves sur le terrain sont des variétés rouges, le Maréchal Foch et le Seyval noir, alors que nous avions prédit le contraire en raison de leur plus grande concentration en tanins. Au laboratoire, le cépage Seyval blanc permettait une aussi bonne performance biologique de l'insecte, alors que l'autre cépage blanc, le Vidal, favorisait le moins la tordeuse.

Notre étude montre une grande différence entre les cépages, et entre les mâles et les femelles : ainsi, un cépage peut être bénéfique aux femelles mais pas aux mâles. Moreau et al. (2007) ont observé un tel phénomène : un cépage comme le Gamay élève le taux de fécondité et de fertilité des femelles. Par contre il a un effet négatif sur la performance biologique des mâles. Le contraire est observé dans le cas du Pinot. Quant au Riesling, il constituerait une ressource pauvre pour les deux sexes. Ces résultats suggèrent que les nutriments nécessaires à une reproduction optimale diffèrent probablement entre les mâles et les femelles, ou bien ceux-ci assimilent différemment les nutriments.

Nous avons aussi fait varier au laboratoire les taux de tanins et de sucres du régime alimentaire de la larve en ajoutant des suppléments de glucose et d'acide tannique. Nous avons fait ressortir les effets de ces composés sur le développement larvaire, la survie larvaire et le poids de la pupa, mais les résultats ne sont pas aussi tranchés dans la mesure

où la couleur du cépage n'est plus déterminante. Des différences plus fines se situent entre les cépages. Il ressort de nos expériences que l'ajout de glucose n'est pas forcément favorable et que l'ajout d'acide tannique n'est pas nécessairement nuisible.

Beaucoup d'études montrent que les tanins affectent souvent négativement la performance des insectes herbivores et sont considérés comme des défenses naturelles de la plante (Feeny 1976, Rhoades et Cates 1976, Rhoades 1985, Awmack et Leather 2002). Nos résultats indiquent le contraire, confirmant d'autres théories (Goldstein et Swain 1965, Bernays 1981, Raubenheimer et Simpson 1990), qui expliquent le caractère bénéfique des tanins par la libération d'une fraction glucidique au moment de leur digestion (Harborne 1976, Bernays 1981). Certains insectes herbivores posséderaient un épithélium de l'intestin moyen imperméable aux tanins (Feeny 1970, Bernays et al. 1981, Barbehenn et Martin 1998), et on distingue des insectes « adaptés » (tannin-tolerant) et « non adaptés » (tannin-sensitive) (Barbehenn et Constabel 2011). Dans le cas des insectes « adaptés », les tanins sont tolérés (Schultz 1989), alors que dans le cas des insectes « non adaptés » les tanins peuvent avoir des effets répulsifs. Étant donné que la même espèce d'insecte a été utilisée dans toutes nos expériences, mais que sa performance biologique ne semble pas dépendre seulement de la concentration en tanins du raisin, comme le montre les résultats ambigus de l'ajout de suppléments, la tolérance aux tanins ne semble pas être le seul facteur explicatif en jeu.

Les tanins contenus dans le raisin sont nombreux et complexes (Texeira et al. 2013). Dans des recherches ultérieures, en utilisant une méthode chimique plus précise, comme la chromatographie à phase liquide, on pourrait analyser les raisins (Pedneault et al. 2013). Cela nous permettrait de connaître le profil phénoliques des raisins étudiés et de mieux comprendre le rôle écologique de ces molécules dans ce système.

Nous avons aussi prédit que les sucres augmenteraient la performance larvaire, car ils sont connus pour être phagostimulants (Schoonhoven 1968, Albert et al. 1982, Schiff et al. 1989). Cependant, nos résultats n'ont pas montré d'effet positif marqué de l'ajout de sucres ; il a même parfois été nuisible. Selon certains auteurs (Douglas et al. 2006), un excès de glucose est parfois néfaste à la performance de l'insecte, car le taux de sucres

peut dépasser le seuil toléré par l'insecte, perturbant ainsi l'osmorégulation de son organisme.

Dans certains cas, nous avons relevé un effet combiné des sucres et des tanins sur la performance biologique de la larve. Dans le cas de la survie des larves Vidal et Seyval noir ainsi que du temps de développement des femelles Vidal, l'ajout simultané de ces deux substances améliore la performance larvaire.

Au chapitre 3, nous avons mesuré l'effet de *B. cinerea* sur le temps de développement des larves, la survie larvaire et le poids des pupes. Lorsque du mycélium de *B. cinerea* est inclus dans le régime alimentaire des larves femelles Vidal, le temps de développement moyen diminue, et les pupes femelles Vidal voient leur poids augmenter. Nous avons aussi noté une diminution de la mortalité des larves Maréchal Foch et Vidal. Dans certains cas, *B. cinerea* a un effet favorable à la performance de *P. viteana*, suggérant une voie à explorer dans la relation entre le champignon phytopathogène *B. cinerea* et l'insecte phytophage *P. viteana*. L'association de ces deux organismes est très néfaste aux vignobles — ce sont d'importants ravageurs de la vigne —, et les vignerons devraient en tenir compte dans leur choix de cépages. Il est possible que la synthèse de stérols par le champignon explique en partie cet effet, car les larves ont besoin de stérols pour leur développement (Clark et Bloch 1959, Noda et Koizumi 2003) ; en contrepartie, les larves de tordeuses serviraient de vecteurs aux champignons.

Afin de vérifier dans des recherches ultérieures si ce sont bien les stérols qui interviennent dans la relation avec l'insecte, nous pourrions intégrer des stérols spécifiques de *B. cinerea* dans l'alimentation de *P. viteana*. Finalement, nous pouvons envisager des expériences sur le comportement de la larve ou même sur la femelle de tordeuse afin de vérifier si l'une ou l'autre sont attirées par les substances volatiles que produit le champignon. Cela ajouterait un élément de plus à la compréhension de la relation *B. cinerea*-*P. viteana*.

Tout au long de ce travail, nos résultats ont été cohérents, nous menant à la conclusion que la tordeuse de la vigne performe le mieux sur le Maréchal Foch et le moins bien sur le Vidal quand on n'ajoute pas de supplément, autant sur le terrain qu'au laboratoire, et

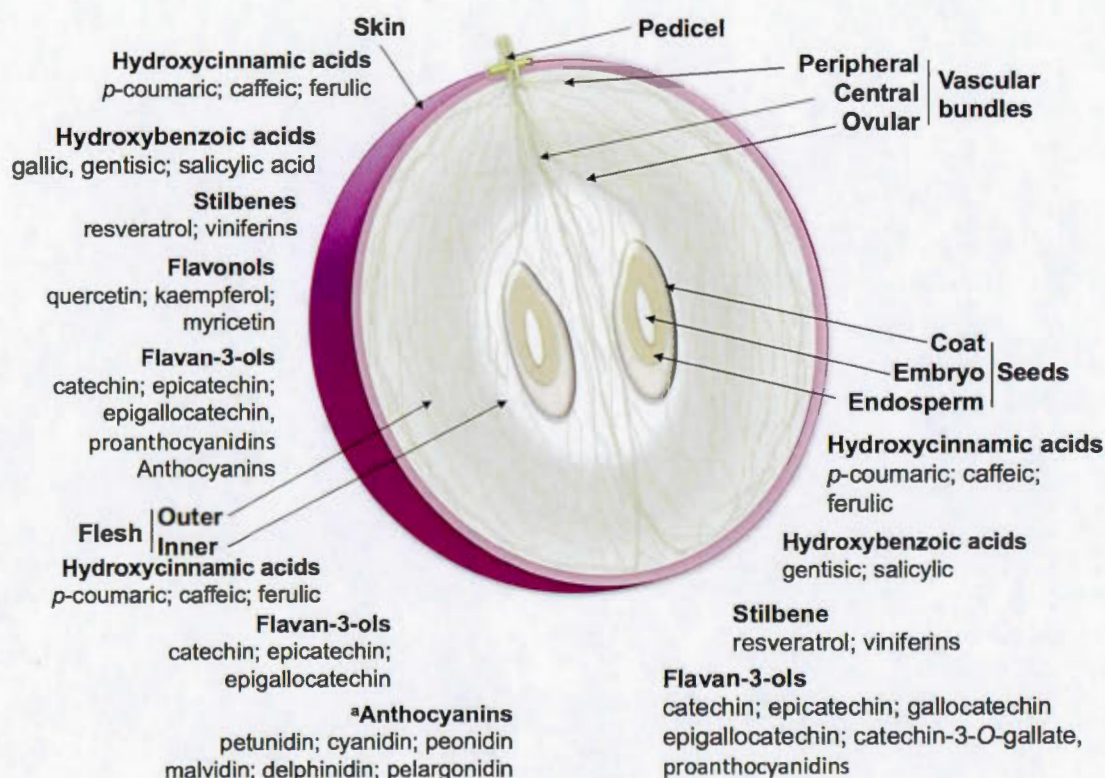
que l'addition d'acide tannique et de glucose permet parfois une meilleure performance biologique de la tordeuse, selon le cépage et selon le sexe de l'insecte.

L'étude du rôle de ces composés secondaires date des années 50 (Fraenkel, 1959) aujourd'hui cette question est tellement d'actualité qu'elle a suscité la création d'un domaine entier de recherche, celui de la chimie écologique, discutant de l'ensemble des composés produits par les organismes et entrant en interaction avec les espèces (Raguso et al. 2015).

Finalement, à quoi servent les tannins ? C'est une question qui reste en suspend. Selon la littérature, les plantes utiliseraient les tannins comme des moyens de contrer l'herbivorie. Cependant, on s'aperçoit que certains herbivores ont non seulement trouvé le moyen de contourner les effets néfastes de certains composés polyphénoliques, mais ils ont réussi à bénéficier de leur présence, comme l'indique notre étude.

Le système fruit-frugivore (raisin-tordeuse) étudié dans cette thèse est original car l'ensemble des théories traitant de l'effet de la qualité nutritionnelle de l'hôte sur les insectes ont été construites autour des insectes folivores (Feeny 1976, Rhoades et Cates 1976, Karowe 1989, Bernays 1981, Scriber et Slansky 1981, Slansky et Rodriguez 1987, Bernays 1994, Awmack et Leather 2002, Barbehen et Constabel 2011) en ne faisant aucune référence aux frugivores. De ce nouveau point de vue, nous avons démontré que finalement les études se restreignant à une facette de la nutrition manquaient d'informations puisque nos résultats ne révèlent pas les mêmes conclusions.

ANNEXE A Composés phénoliques retrouvés dans le raisin (Texeira et al 2013)



ANNEXE B Recette du régime d'élevage de *Paralobesia viteana* (Lepidoptera : Tortricidae)

La recette est une modification de celle utilisée avec *Manduca sexta* (Lepidoptera : Sphingidea), on y a rajouté du raisin broyé et des fèves de pinto cuites et broyées (Nagarkatti et al. 2000). Elle contient les ingrédients suivants :

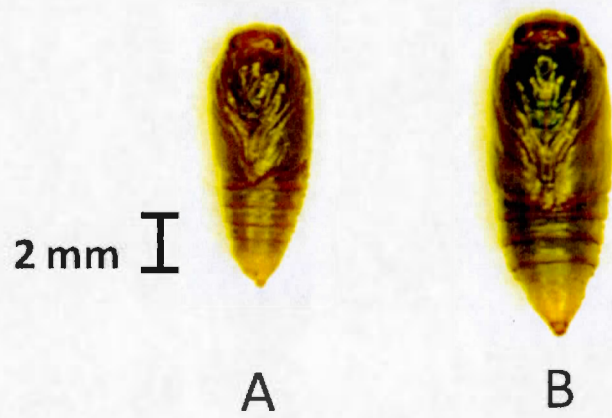
Préparation alimentaire de <i>Manduca sexta</i> *	68g
Fèves pinto	40g
Raisin	200g
Agar	10g
Eau distillée	400ml

Les fèves sont trempées dans l'eau toute la nuit, ensuite elles sont bouillies et l'eau est jetée. Les grappes sont lavées et mixées avec les fèves. Ce mélange est ajouté à la diète de *M. sexta*. L'agar est mélangé avec de l'eau distillée et chauffé à 80°C. On ajoute l'agar au mélange et on mixe à haute vitesse pendant 1 à 2 min. Ce mélange est réparti dans des contenants en plastique. Les larves étant parfois cannibales, on en met une seule par contenant.

***Ingrédients de la diète de *Manduca sexta* entrant dans la composition du régime de la tordeuse :**

CSM	120 g/l
Casein (sodium caseinate)	16 g/l
Torula yeast (levure)	64 g/l
Cholesterol	1 g/l
Vitamin premix	10 g/l
Antimicrobes :	
Sorbic acid	2 g/l
Methyl-p-hydroxybenzoate	2 g/l
Formalin (40% formaldehyde)	2,5 ml
Streptomycin sulfate	0,5 g/l
Propionic acid	1,0 ml
Carrageena HWG (gelcarin)	13 g/l

**ANNEXE C Pupes mâle (A) et femelle (B) de
Paralobesia viteana (Bensadia 2009).**



ANNEXE D

Dispositif expérimental en laboratoire, montrant le nombre d'individus utilisés (Chapitre 2, Matériel et Méthodes).

Cépage	Glc 5%	Ac. tan 0.5%	Numéro de la semaine (= répétitions)				Total
			1	2	3	4	
MF	+	+	10 ⁽¹⁾	10	10	10	40
MF	+	-	10	10	10	10	40
MF	-	+	10	10	10	10	40
MF	-	-	10	10	10	10	40
S	+	+	10	10	10	10	40
S	+	-	10	10	10	10	40
S	-	+	10	10	10	10	40
S	-	-	10	10	10	10	40
V	+	+	10	10	10	10	40
V	+	-	10	10	10	10	40
V	-	+	10	10	10	10	40
V	-	-	10	10	10	10	40
SN	+	+	10	10	10	10	40
SN	+	-	10	10	10	10	40
SN	-	+	10	10	10	10	40
SN	-	-	10	10	10	10	40
Total			160	160	160	160	640

Légende : MF = Maréchal Foch; S = Seyval; V = Vidal; SN = Seyval Noir; Glc = Glucose et Ac. Tan = Acide Tannique. (1) nombre d'individus.

ANNEXE E

Composition du milieu de croissance de *B. cinerea* (produit manufacturé par Sigma-Aldrich Canada)

Ingrédients (Difco™ Potato Dextrose Broth)

Formule pour un litre

Amidon de pomme de terre	4.0 g
--------------------------	-------

Dextrose	20.0 g
----------	--------

Compléter avec de l'eau distillée.

ANNEXE F

Dispositif expérimental réalisé en laboratoire, montrant le nombre d'individus utilisés (Chapitre 3, Matériel et Méthodes).

Traitements	Répétitions (semaines)				Total
	1	2	3	4	
MF + <i>B.c</i>	25 ⁽¹⁾	25	25	25	100
SN + <i>B.c</i>	25	25	25	25	100
SB + <i>B.c</i>	25	25	25	25	100
V + <i>B.c</i>	25	25	25	25	100
MF	25	25	25	25	100
SN	25	25	25	25	100
SB	25	25	25	25	100
V	25	25	25	25	100
Total	200	200	200	200	800

Légende : *B.c* = *Botrytis cinerea*, MF = Maréchal Foch; S = Seyval; V = Vidal; SN = Seyval Noir; (1) nombre d'individus.

ANNEXE G

Récapitulatifs complémentaires des interactions triples significatives du chapitre 2.

reCAPitulatif des compléments d'effets d'interactions et d'effets principaux		Effet cépage (MF, SB, SN, V)	Effet glucose (G+, G-)	Effet tannins (T+, T-)
Figure 2.2	Survie larvaire (nombre d'individus vivants)	MF=SB=SN>V(G-T-) MF=SB=V>SN(G-T+) MF=SB>SN=V(G+T-) MF=SB=SN=V(G+T+)	G+ = G- (MF, SB, V) G+ < G- (SN, T-) G+ > G- (SN, T+)	T+ = T- (MF, G-) T+ < T- (MF, G+) T+ = T- (SB) T+ < T- (SN, G-) T+ = T- (SN, G+) T+ = T- (V, G-) T+ > T- (V, G+)
Figure 2.3	Sexe-ratio (nombre d'individus mâles)	♂ = ♀ (MF, SB, SN, V, G-T-) ♂ > ♀ (MF, G+T-) ♂ = ♀ (SB, SN, G+T-) ♂ > ♀ (V, G+T-) ♂ = ♀ (MF, SB, V, G-T+) ♂ < ♀ (SN, G-T+) ♂ = ♀ (MF, SB, V, G+T+) ♂ > ♀ (SN, G+T+)	♂ > ♀ (MF, G+T-) ♂ < ♀ (MF, G-T-) ♂ = ♀ (MF, G+G-, T+) ♂ = ♀ (SB, G+G-, T-T+) ♂ = ♀ (SN, G+G-, T-) ♂ > ♀ (SN, G+, T+) ♂ < ♀ (SN, G-, T-) ♂ > ♀ (V, G+T-) ♂ < ♀ (V, G-, T-) ♂ = ♀ (V, G+G-, T+)	♂ = ♀ (MF, SB, V, T+, T-, G-) ♂ < ♀ (SN, T+, G+) ♂ > ♀ (SN, T-, G-) ♂ = ♀ (MF, SB, SN, V, T+, T-, G+)
Figure 2.6	Temps de développement larvaire (jours) des femelles	MF>SB<SN=V(G-T+) MF=SB=SN=V(G-G+, T-T+)	G+ = G- (SN, MF, V) G+ > G- (SB, T-) G+ = G- (SB, T+)	T+ = T- (MF, SB, SN) T+ < T- (V, G-) T+ = T- (V, G+)

Légende : MF : Maréchal Foch ; SB : Seyval Blanc ; SN : Seyval Noir ; V : Vidal. Ajout de glucose : G+ ; absence de glucose : G-. Ajout de tannins : T+ ; absence de tannins : T-. Mâles : ♂ ; Femelles : ♀.

ANNEXE H : article, présentations et affiches

Bensadia F., Y. Mauffette, J. Lasnier & C. Vincent, 2014. La tordeuse de la vigne au Québec. *Antennae (SEQ)*21(1): 14-15.

Bensadia F., Vincent C. et Mauffette Y., 2012. Performance biologique de la tordeuse de la vigne sur des cultivars de raisins rouges et blancs. Forum Canadien pour le contrôle biologique (Affiche)

Bensadia F., Vincent C. et Mauffette Y., 2011. Biological performance of the grape berry moth on red and white vine cultivars. Réunion Annuelle de la Société Entomologique d'Amérique à Reno (USA) (Affiche).

Bensadia F., Vincent C. et Mauffette Y., 2011. Performance biologique de la tordeuse de la vigne sur des cultivars de raisins rouges et blancs. Réunion Annuelle de la Société d'Entomologie du Québec à Orford (Qc) (Affiche).

Bensadia F.; Vincent C.; Mauffette Y.; Lasnier J., 2009. La réponse de la tordeuse de la vigne (*Endopiza viteana*) à différents cultivars de raisins. Réunion Annuelle de la Société d'Entomologie du Québec à Saint-Jean-sur-Richelieu (Qc) (Oral).

Bensadia F., Vincent C. , Lasnier J. et Mauffette Y., 2008. Response of the grape berry moth (*Endopiza viteana*) to different grape cultivars. Réunion conjointe des Sociétés Entomologiques du Canada et d'Ontario à Ottawa (On) (Oral).

Bensadia F., Vincent C. et Mauffette Y. 2008. La tordeuse de la vigne comment la reconnaître, seuil de tolérance et stade sensible. Colloque sur la vigne à l'Érablière l'Autre Versant, Sainte Hélène de Bagot (Qc) (Oral).

Bensadia F., Vincent C. et Mauffette Y. 2007 Les tordeuses de la vigne. Congrès des Journées Viticoles à Saint Rémi (Qc) (Oral).

Bensadia F., Vincent C., Mauffette Y., Lasnier J. et Lemoyne P., 2007. Abondance de la Tordeuse de la vigne (Lepidoptera: Tortricidae) au Québec et étude de son écologie nutritionnelle. 133^{ème} Réunion Annuelle de la Société Entomologique du Québec au Lac Delage (Qc) (Oral).

Bensadia F., Vincent C. et Mauffette Y. 2006 Les tanins influencent-ils le développement de la tordeuse de la vigne ? Congrès de la Société Entomologique du Québec et du Canada à Montréal (Qc) (Affiche).

BIBLIOGRAPHIE

- Albert P.J. et Bauce E. (1994) Feeding preference of fourth and six-instar spruce budworm (Lepidoptera : Tortricidae) larvae for foliage extracts from young and old balsam fir host. *Environmental Entomology*, 23: 645-653.
- Albert P.J., Cearley C., Hanson, F. et S. Parisella (1982). Feeding responses of eastern spruce budworm larvae to sucrose and other carbohydrates. *Journal of Chemical Ecology*, 8:233-239.
- Aluja, M., et Liedo, P. (1993). Fruit flies: biology and management. New-York, Springer, 492 p.
- Awmack C.S. et Leather S.R., (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 47: 817-844.
- Ayres, M. P., Clausen, T. P., MacLean Jr, S. F., Redman, A. M., et Reichardt, P. B. (1997). Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology*, 78: 1696-1712.
- Baillod, M. et Baggiolini. M. (1993). Les stades repères de la vigne. *Revue Suisse de Viticulture Arboriculture Horticulture*, 25 : 7-9.
- Barbehenn R., Cheek S., Gasperut A., Lister E. et Maben R. (2005). Phenolic compounds in red oak and sugar maple leaves have prooxidant activities in the midgut fluids of *Malacosoma disstria* and *Orgyia leucostigma* caterpillars. *Journal of Chemical Ecology*, 31: 969-988.
- Barbehenn, R. V. et Martin, M. M. (1998). Formation of insoluble and colloiddally dispersed tannic acid complexes in the midgut fluid of *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae): an explanation for the failure of tannic acid to cross the peritrophic envelopes of lepidopteran larvae. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 39: 109–117.

- Barbehenn, R. V., et Peter Constabel, C. (2011). Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72 : 1551-1565.
- Beaver R.A., (1989). Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles, dans : Wilding, N., Collins, N.M., Hammond, P.M., Webber, J.F. (Eds), *Insect-Fungus Interactions*. Academic Press, London, pp 121-137.
- Bede J. C., McNeil J. N. et Tobe S. S. (2007). The role of neuropeptides in caterpillar nutritional ecology. *Peptides*, 28: 185-196.
- Behmer S. T. (2009). Insect herbivore nutrient regulation. *Annual Review of Entomology*, 54: 165-187
- Bernays E.A, Chamberlain, D. et Mc Carthy P., (1980). The differential effects of ingested tannic acid on different species of Acridoidea. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 28: 158-166.
- Bernays E.A. et Chapman R.F., (1994). Host plant selection by phytophagous insects. Chapman et Hall, New York 312p.
- Bernays E.A., (1981). Plant tannins and insect herbivores: an appraisal. *Ecological Entomology*, 6: 353-360.
- Bernays E.A., (1978). Tannins: an alternative viewpoint. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 244-253.
- Bernays, E. A., Chamberlain, D. J., et Leather, E. M.,(1981). Tolerance of acridids to ingested condensed tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 7:247-256.
- Berryman A. A., (1989). Adaptative pathways in scolytid fungus associations. dans : Wilding, N., Collins, N.M., Hammond, P.M., Webber, J.F. (Eds), *Insect-Fungus Interactions*. Academic Press, London, pp. 145-159.
- Biever, K. D., et Hostetter D. L., (1989). Phenology and pheromone trap monitoring of the grape berry moth, *Endopiza viteana* Clemens (Lepidoptera: Tortricidae) dans *Missouri Journal of Entomological Science*, 24: 472-481.

- Blom F., (1978) Sensory activity and food intake: a study of input-output relationships in two phytophagous insects. *Netherlands Journal of Zoology*, 28: 277-340.
- Bostanian N. J., Vincent C., Goulet G., LeSage L., Lasnier J., Bellemare J. et Mauffette Y., (2003). The Arthropod Fauna of Quebec Vineyards, with Particular reference to phytophagous species. *Journal of Economic Entomology*, 96: 1221-1229.
- Botero-Garcés N. et Isaacs R., (2003). Distribution of grape berry moth, *Endopiza viteana* (Lepidoptera: Tortricidae), in natural and cultivated habitats. *Environmental Entomology*, 32, 1187-1195.
- Botero-Garcés N. et Isaacs R., (2004). Influence of uncultivated habitats and native host plants on cluster infestation by grape berry moth, *Endopiza viteana* Clemens (Lepidoptera: Tortricidae), dans Michigan Vineyards. *Environmental Entomology*, 33: 310-319.
- Browns JW., (2006). Scientific names and pest species in Tortricidae (Lepidoptera) frequently cited erroneously in the entomological literature. *American Entomologist*, 52: 182-189.
- Cantu D., Greve L.C., Labavitch J.M. et Powell A.L.T (2009). Characterization of the cell wall of the ubiquitous plant pathogen *Botrytis cinerea*. *Mycological Research* 113: 1396-1403.
- Carisey N. et Bause, É., (1997). Impact of balsam fir foliage age on sixth-instar spruce budworm growth, development and food utilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 257-264.
- Carisey N. et Bause, É., (2002). Does nutrition-related stress carry over to spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae) progeny? *Bulletin of Entomological Research*, 92: 101-108.

- Carisse O, Bacon R, Lasnier J, Lefebvre A, Levasseur A, Rolland D, Jobin T., (2009) Grape disease management in Quebec. Agriculture and Agri-Food Canada Catalogue Number A52-146/2009E-PDF, Ottawa.
- Chapman R. F., (1998). The insects: Structure and Function. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 770p.
- Chown S. L. et Nicolson S. (2004). Insect physiological ecology: mechanisms and patterns. Oxford University Press. pages
- Clancy K.M., (1991). Western spruce budworm response to different moisture levels in artificial diets. *Forest Ecology and Management*, 39: 223-235.
- Clancy K.M., (1992). The role of sugars in western spruce budworm nutritional ecology. *Ecological Entomology*, 17: 189-197.
- Clark A.J. et Bloch K., (1959). The absence of sterol synthesis in insects. *Journal of Biological Chemistry*, 234: 2578-2582.
- Clark et Dennehy 1988 Clark, L. G., et Dennehy, T. J., (1988). Oviposition behavior of grape berry moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47: 223-230.
- Close D. C., et McArthur C. (2002). Rethinking the role of many plant phenolics—protection from photodamage not herbivores?. *Oikos*, 99(1), 166-172.
- Creasy G. I. et Creasy L. L., (2009). Grapes (Vol. 16). CABI, Wallingford, U.K. 279p.
- Dadd R. H., (1960). The nutritional requirements of locusts—II utilization of sterols. *Journal of Insect Physiology*, 5: 161-168.
- Darwin C., (1859). The origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favoured races in the struggle for life. W. F. Bynum (Ed.). AL Burt, London. 247p.

- Dauphinais N., (1998). Effets de la température et de la qualité nutritionnelle sur la performance de la tordeuse à bandes obliques (*Choristoneura rosaceana*), Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Montréal, 103p.
- Davidson E.A. et Howarth R. W. (2007). Nutrients in synergy. *Nature* 449:1000-1001.
- Dennehy T. J., C. J. Hoffman J. P. Nyrop et M. C. Saunders., (1990). Development of low-spray, biological and pheromone approaches for control of grape berry moth, *Endopiza viteana* Clemens, in the Eastern United States, pp. 261-282. dans N. Bostanian, L. Wilson, and T. J. Dennehy (Eds.), *Monitoring and integrated management of arthropod pests of small fruit crops*. Intercept Ltd., Andover, England, 301 p.
- Douglas A. E., Price D. R. G., Minto L. B., Jones E., Pescod K. V., François C. L. M. J. et Boonham N., (2006). Sweet problems: insect traits defining the limits to dietary sugar utilisation by the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *The Journal of Experimental Biology*, 209: 1395-1403.
- Dubois J. M. et Deshaies L., (1997). Guide des vignobles du Québec: sur la route des vins. Les Presses de l'Université Laval, Édition Diffusion Dimédia inc., Saint Laurent, Qc, 300p.
- Ehrlich P. R. et Raven P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- English-Loeb G., Norton A.P., Gadoury D., Seem R. et Wilcox W., (2005). Tritrophic interactions among grapevines, a fungal pathogen, and a mycophagous mite. *Ecological Applications*, 15: 1679-1688.
- Feeny P.P., (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrient as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.

- Feeny P.P., (1976). Plant apparancy and chemical defence. Recent Advances in Phytochemistry, 10: 1-40.
- Felton G. W. (1996). Nutritive quality of plant protein: sources of variation and insect herbivore responses. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 32: 107-130.
- Felton G.W., Donato K., Del Vecchio R.J. et Duffey S.S., (1989). Activation of plant polyphenol oxidases by insect feeding reduces the nutritive quality of foliage for noctuid herbivores. Journal of Chemical Ecology, 15: 2667-2694.
- Fermaud M. et Le Menn R., (1989). Association of *Botrytis cinerea* with grape berry moth larvae. Phytopathology, 79: 651-656.
- Fermaud M. et Le Menn R., (1992). Transmission of *Botrytis cinerea* to grape by grape berry moth larvae. Phytopathology, 82: 1393-1398.
- Fermaud M., Pracros P., Roehrich R. et Stoeckel J., (1996) Evaluation of an artificial infestation technique of grape with *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). Journal of Economic Entomology, 89: 1658
- Fraenkel, G. S. (1959). The Raison d'Être of Secondary Plant Substances These odd chemicals arose as a means of protecting plants from insects and now guide insects to food. Science, 129: 1466-1470.
- French J.R.J. et Roeper R.A., (1973). Pattern of N-utilisation between the ambrosia beetle *Xyleborus dispar* and its ambrosia fungus. Journal Insect of Physiology, 19: 593-605.
- Friend W.G., (1958). Nutritional requirements of phytophagous insects. Annual Review of Entomology, 3: 57-74.
- Galet P., (1988). Cépages et vignobles de France: les vignes américaines. Tome 1. Imprimerie Charles Dehan, Montpellier, France.

- Gibson C. M. et Hunter M. S. (2010). Extraordinarily widespread and fantastically complex: comparative biology of endosymbiotic bacterial and fungal mutualists of insects. *Ecology letters*, 13: 223-234.
- Gilligan M. et Epstein M. E. (2014) Tortricids of Agriculture Importance. USDA fact sheet: http://idtool.org/id/leps/tortai/Paralobesia_viteana.htm
- Goldstein J.L. et Swain T., (1965). The inhibition of enzymes by tannins. *Phytochemistry*, 4:185-192.
- Hagerman A.E. et Butler L.G., (1991). Tannins and lignins. pp355-388. Dans G.A. Rosenthal et M.R. Berenbaum (éditeurs). *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*, 2ème édition, vol. 1: The chemical participants. Academic Press, San Diego, Californie.
- Harborne J.B., (1976). Flavonoid and the evolution of the angiosperms. Dans M. Luckner, K. Mothes et L. Nover, éditeurs, *Secondary metabolism and coevolution*. J. A. Barth Verlag, Leipzig, Allemagne.
- Harvey G.T., (1974). Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). I. Soluble sugars. *The Canadian Entomologist*, 106: 353-365.
- Hoffman C. J., Dennehy, T. J. et Nyrop J. P., (1992). Phenology, monitoring, and control decision components of the grape berry moth (Lepidoptera: Tortricidae) risk assessment program in New York. *Journal of Economic Entomology*, 85: 2218-2227.
- Hoffman C.J. et Dennehy T.J., (1987). Assessing the risk of grape berry moth attack in New York vineyards. *New York's Food Life Science Bulletin*, 120: 1-4.
- House H.L., (1974). Nutrition. Dans M. Rockstein, éditeur, *The Physiology of Insecta*, vol 5, Academic Press, New York.
- Isaacs R., Mason K. S., Teixeira L. A., Loeb G., Hesler S., Weigle T., et Saunders M., (2012) a. Comparison of Three Dispenser Distribution Patterns for

- Pheromone Mating Disruption of *Paralobesia viteana* (Lepidoptera: Tortricidae) in Vineyards. *Journal of Economic Entomology*, 105: 936-942.
- Isaacs R., Teixeira L. A., Jenkins P. E., Neerdaels N. B., Loeb G. M., et Saunders M. C., (2012) b. Biology and management of grape berry moth in North American vineyard ecosystems. *Arthropod Management in Vineyards*, pp361-381, dans N. J. Bostanian, C. Vincent, et R. Isaacs (Eds.), *Arthropod Management in Vineyards: Pests, Approaches, and Future Directions*. Springer, Dordrecht, The Netherlands 505p.
- Jensen T.S., (1988). Variability of Norway spruce (*Picea abies* L.) needles, performance of spruce sawflies (*Gilpinia hercyniae* Htg). *Oecologia*, 77: 313-320.
- Jing X., Grebenok R. J. et Behmer S. T. (2013). Sterol/steroid metabolism and absorption in a generalist and specialist caterpillar: Effects of dietary sterol/steroid structure, mixture and ratio. *Insect biochemistry and molecular biology*, 43: 580-587.
- Johnson F. et Hammar A. G., (1912). The grape berry moth. U.S. Department of Agriculture Entomological Bulletin 116. Part II. 71 pp. Washington, DC.
- Karlsson B., (1987). Variation in egg weight, oviposition rate and reproductive reserves with females age in natural population of speckle wood butterfly *Parage aegeria*. *Ecological Entomologist*, 12: 473-476.
- Karowe D. N. et Martin M. M. (1989). The effects of quantity and quality of diet nitrogen on the growth, efficiency of food utilization, nitrogen budget, and metabolic rate of fifth-instar *Spodoptera eridania* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Physiology*, 35: 699-708.

- Karowe D.N., (1989). Differential insect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: Implication for theories of plant anti-herbivore chemistry. *Oecologia*, 80: 507-512.
- Kennedy J., (2002). Understanding grape berry development. *Practical Winery et Vineyard Journal* July/August 2002.
- Kessler A., et Baldwin I. T. (2002). Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. *Annual review of plant biology*, 53: 299-328.
- Kok L.T., (1979). Lipids of ambrosia fungi in the life of mutualistic beetles, dans: Batra, L.R. (Ed.), *Insect-Fungus Symbiosis*. Halsted Press, Chichester, UK, pp. 33-52.
- Lasnier J., Trudeau M., Bostanian N. J., Vincent C., Goulet H. et Lesage L., (2001). Les insectes ravageurs de la vigne au Québec. Bulletin. technique disponible au: <http://eduportfolio.org/fichiers/download/609791/1>
- Lee K. P., Behmer S. T., Simpson S. J. et Raubenheimer D. (2002). A geometric analysis of nutrient regulation in the generalist caterpillar, *Spodoptera littoralis* (Boisduval). *Journal of Insect Physiology*, 48: 655-665.
- Lee K. P., Raubenheimer D. et Simpson S. J. (2004). The effects of nutritional imbalance on compensatory feeding for cellulose mediated dietary dilution in a generalist caterpillar. *Physiological Entomology*, 29: 108-117.
- Luciani M. A., (1987). The biology of the grape berry moth, *Endopiza viteana* (Clemens)(Lepidoptera: Tortricidae) in southern Ontario (Doctoral dissertation, MS Thesis, University of Guelph, Guelph, Ont).
- Mattson W.J., (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 11: 119-161.

- Mauffette Y. et Jobin L., (1985). Effects of density on the proportion of male and female pupae in gypsy-moth populations. *The Canadian Entomologist*, 117: 535-539.
- Merkx-Jacques M., et Bede, J. C. (2005). Influence of diet on the larval beet armyworm, *Spodoptera exigua*, glucose oxidase activity. *Journal of insect science*, 5: 1-9.
- McClure, M. S., Denno, R. F., et McClure, M. S. (1983). Competition between herbivores and increased resource heterogeneity (Vol. 125). Academic Press, New York.
- McNeil S. et Southwood TRE. (1978). The role of nitrogen in the development of insect/plant relationship. In: Harborne, J.B., Editor. *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. pp. 77–98. Academic Press.
- Mondy N. et Corio-Costet M. F. (2004). Feeding insects with a phytopathogenic fungus influences their diapause and population dynamics. *Ecological entomology*, 29: 711-717.
- Mondy N., Charrier B., Fermaud M., Pracros P. et Corio-Costet M.F., (1998a). A mutualism between a phytopathogenic fungus (*Botrytis cinerea*) and a vineyard pest (*Lobesia botrana*): positive effects on insect development and oviposition behaviour. *Les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris, Life Sciences*, 321: 665-671.
- Mondy N., Fermaud M., Pracros P. et Corio-Costet M.F., (1998b). Olfactory and gustatory behaviour of *Lobesia botrana* in response to *Botrytis cinerea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 88:1-7.
- Mondy, N., et Corio-Costet, M. F. (2000). The response of the grape berry moth (*Lobesia botrana*) to a dietary phytopathogenic fungus (*Botrytis cinerea*): the significance of fungus sterols. *Journal of Insect Physiology*, 46: 1557-1564.

- Moreau J., Thiéry D., Troussard J. P. et Benrey B. (2007). Grape variety affects female but also male reproductive success in wild European grapevine moths. *Ecological entomology*, 32: 747-753.
- Nagarkatti S., A. J. Muza et Sauders M. C., (2000). Meridic diet for *Endopiza viteana* (Lepidoptera : Tortricidae). *The Canadian Entomologist*, 132 : 259-261.
- Nagarkatti S., Muza A.J., Saunders M.C. et Tobin P.C., (2002a). Role of the egg parasitoid *Trichogramma minutum* in biological control of the grape berry moth, *Endopiza viteana*. *Biocontrol*, 47: 373–385.
- Nagarkatti S., Tobin P.C., Muza A.J. et Saunders M.C., (2002b). Carbaryl resistance in populations of grape berry moth (Lepidoptera: Tortricidae) in New York and Pennsylvania. *Journal of Economic Entomology*, 95: 1027–1032.
- Nobuo I., Morisaki M. et Fujimoto Y., (1993). Sterol Metabolism in Insect: Dalkylation of Phytosterol to Cholesterol. *Account of Chemical Research*, 26: 139-146.
- Noda H. et Kodama K. (1996). Phylogenetic position of yeastlike endosymbionts of anobiid beetles. *Applied and environmental microbiology*, 62: 162-167.
- Noda H. et Koizumi, Y. (2003). Sterol biosynthesis by symbiotes: cytochrome P450 sterol C-22 desaturase genes from yeastlike symbiotes of rice planthoppers and anobiid beetles. *Insect biochemistry and molecular biology*, 33: 649-658.
- Ohgushi T., (1992). Resource limitation on insect herbivore populations. Dans: Hunter, M. D., Ohgushi, T. et Price, P. W. (eds), *Effects of resource distribution on animal plant interactions*. Academic Press, New-York, pp. 199–241.
- Pedneault K., Dorais M. et Angers P. (2013). Flavor of cold-hardy grapes: Impact of berry maturity and environmental conditions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 61: 10418-10438.

- Quilan R.J. et Cherrett J.M., (1978). Aspects of the symbiosis of the leafcutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) and its food fungus. *Ecological Entomology*, 3: 221-227.
- Raguso, R. A., Agrawal, A. A., Douglas, A. E., Jander, G., Kessler, A., Poveda, K., et Thaler, J. S. (2015). The raison d'être of chemical ecology. *Ecology* 96: 617-630.
- Raubenheimer D. et Simpson S.J., (1990). The effects of simultaneous variation in protein, digestible carbohydrate and tannic acid on the feeding behaviour of larval *Locusta migratoria* (L.) and *Schistocerca gregaria* (Forsk.). I. Short term studies. *Physiological Entomology*, 15: 219-233.
- Raubenheimer D., Simpson S. J. et Mayntz D. (2009). Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology*, 23: 4-16.
- Rhoades D. F., (1985). Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *American Naturalist*, 125: 205-238.
- Rhoades D.F et Cates R.G., (1976). Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10: 168-213.
- Ribéreau-Gayon, J., et Peynaud E. , (1971). *Treatise on grapes; sciences and techniques of the grapevine*.
- Ribéreau-Gayon J., Peynaud E. et Sudraud P., (1972) *Sciences et techniques du vin*. Tome 1 : Analyse et contrôle des vins. Edition Dunod, Paris.
- Ribéreau-Gayon J., Ribéreau-Gayon P. et Seguin G., (1980). *Botrytis cinerea* in oenology. pp 251-274 dans : *The Biology of Botrytis*. J. R. Coley Smith, K.Verhoeff, et W. R. Jarvis, eds. Academic Press, New York, 318p.

- Roeder K. A. et Behmer S. T. (2014). Lifetime consequences of food protein carbohydrate content for an insect herbivore. *Functional Ecology*, 28: 1135-1143.
- Salunke B. K., Kotkar H. M., Mendki P. S., Upasani S. M. et Maheshwari V. L. (2005). Efficacy of flavonoids in controlling *Callosobruchus chinensis* (L.)(Coleoptera: Bruchidae), a post-harvest pest of grain legumes. *Crop protection*, 24: 888-893.
- SAS (Statistical Analysis System) (2007). JMP Software: Release 7.0. 1. SAS Institute, Inc., Cary, NC.
- Schultz J., (1989). Tannin-insect interaction, Dans R.W. Hemingway et J.J Karchesy, éditeurs, *Chemistry and significance of condensed tannins*. Plenum Press, New York, pp. 417-433.
- Scriber J.M et Slansky F. Jr., (1981). The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 26: 183-211.
- Scriber J.M., (1977). Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia*, 28: 269-287.
- Shen S. et Dowd P. (1992). Detoxifying enzymes and insect symbionts. *Journal of Chemical Education*, 69: 796-799.
- Simonds M.S.J. (2001). Importance of flavonoids in insect-plant interactions: feeding and oviposition. *Phytochemistry*, 56: 245-252.
- Simonds M.S.J. (2003). Flavonoid-insect interactions: recent advances in our knowledge. *Phytochemistry*, 64: 21-30.
- Simpson S. J. et Raubenheimer D. (2001). The geometric analysis of nutrient-allelochemical interactions: a case study using locusts. *Ecology*, 82: 422-439.

- Simpson S. J. et Raubenheimer D. (2005). Obesity: the protein leverage hypothesis. *Obesity Reviews*, 6: 133-142.
- Simpson, S.J., Raubenheimer, D. et Chambers P.G., (1995). The mechanisms of nutritional homeostasis. *Regulatory Mechanisms of Insect Feeding*. (ed. By R.F Chapman and J. De Boer), Chapman et Hall, New York, pp. 137-156.
- Slansky F. et Rodriguez J.G., (1987). Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates. John Wiley & Sons, Inc., New-York, pp 1016.
- Slingerland M. V., (1904). The grape berry moth. Cornell University Agricultural Experimental Station of the College of Agriculture Bull., 223: 43-60.
- Soldaat L.L et Vrieling K., (1992). The influence of nutritional and genetic factors on larval performance of the cinnabar moth, *Tyria jacobaeae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 62: 29-36.
- Strong D. R., Lawton J. H., et Southwood S. R. (1984). *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, 313p.
- Statistique Canada (2011). Production de fruits et légumes. Publication N° 22-003X, Février 2012. <http://www.statcan.gc.ca/pub/22-003-x/22-003-x2011002-fra.pdf>
- Steinly B.A. et M. Berenbaum (1985). Histopathological effects of tannins on the midgut epithelium of *Papilio polyxenes* and *Papilio glaucus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39: 3-9.
- Svoboda J.A., Weinrich G.F. et Feldlaufer M.F., (1991). Recent advance in insect steroid biochemistry. In: Patterson G.W., Nes., W.D (Eds), *Physiology and Biochemistry of Sterols*. American Oil Chemist's Society, Champaign, IL, pp 294-323.
- Tanaka A., (1981). Regulation of body size during larval development in the German cockroach *Blattella germanica*. *Journal Insect of Physiology*, 27: 587-592.

- Tasin M., Knudsen G. K. et Pertot I. (2012). Smelling a diseased host: grapevine moth responses to healthy and fungus-infected grapes. *Animal Behaviour*, 83: 555-562.
- Telang A., Booton V., Chapman R. F. et Wheeler D. E. (2001). How female caterpillars accumulate their nutrient reserves. *Journal of Insect Physiology*, 47: 1055-1064.
- Telang A., Buck N. A., Chapman R. F. et Wheeler D. E. (2003). Sexual differences in postingestive processing of dietary protein and carbohydrate in caterpillars of two species. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76: 247-255.
- Texeira A., Eiras-Dias J.,Castellarin S.D et Goros H. (2013). Berry phenolics of grapevine under challenging environments. *International Journal of Molecular Sciences*, 14: 18711-18739.
- Throop H. L., Holland E. A., Parton W. J., Ojima D. S. et Keough C. A. (2004). Effects of nitrogen deposition and insect herbivory on patterns of ecosystem level carbon and nitrogen dynamics: results from the century model. *Global Change Biology*, 10: 1092-1105.
- Tobin P. C., Nagarkatti S., et Saunders M. C., (2002). Diapause maintenance and termination in grape berry moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 31: 708-713.
- Trimble R. M., (1993). Efficacy of mating disruption for controlling the grape berry moth, *Endopiza viteana* (Clemens) (Lepidoptera: Tortricidae), a case study over three consecutive growing seasons. *The Canadian Entomologist*, 125: 1-9.
- Trimble R.M., Vickers P.M., Nielsen K.E. et Barinshteyn G., (2003). Sprayable pheromone for controlling the North American grape berry moth by mating disruption. *Agricultural and Forest Entomology*, 5: 263–268.

- Vega F. E., et Dowd P. F. (2005). The role of yeasts as insect endosymbionts. Insect-fungal associations: ecology and evolution. Oxford University Press, New York, 211-243.
- Vincent C., Isaacs R., Bostanian N. J., et Lasnier J., (2012). Principles of Arthropod Pest Management in Vinyards, 1-16. Dans N. J. Bostanian, C. Vincent, et R. Isaacs (Eds.), Arthropod Management in Vineyards: Pests, Approaches, and Future Directions. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 505p.
- Waldbauer G. P., Cohen R. W. et Friedman S. (1984). Self-selection of an optimal nutrient mix from defined diets by larvae of the corn earworm, *Heliothis zea* (Boddie). Physiological Zoology, 57: 590-597.
- Waterhouse A.L et Walzem R.L, (1998). Nutrition of grape phenolics, 359-385. Dans C.A. Rice-Evans, L. Packer (Eds.). Flavonoids in Health and disease, New-York, Marcel Decker Inc.
- Weseloh R.M. et Andreadis T.G., (1982). Possible mechanism for synergism between *Bacillus thuringiensis* and the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) parasitoid, *Apanteles melanoscelus* (Hymenoptera: Braconidae). Annals of the Entomological Society of America, 75: 435-438.
- Whistler H.C., (1979). The fungi versus the arthropods, dans : Batra, L.R. (Ed.), Insect-Fungus Symbiosis : Nutrition, Mutualism and Commensalisms, Wiley and Sons, New-York, pp.1-32.
- Wise J.C., L.J. Gut, R. Isaacs, A.M.C. Schilder, B. Zandstra, E. Hanson et Shane E., (2003). Michigan Fruit Management Guide Extension Bull. E-154, Michigan State University Extension, East Lansing, MI.
- Witzgall P., Bengtsson M. et Trimble R.M., (2000). Sex pheromone of the grape berry moth (Lepidoptera: Tortricidae). Environmental Entomology, 29: 433–436.